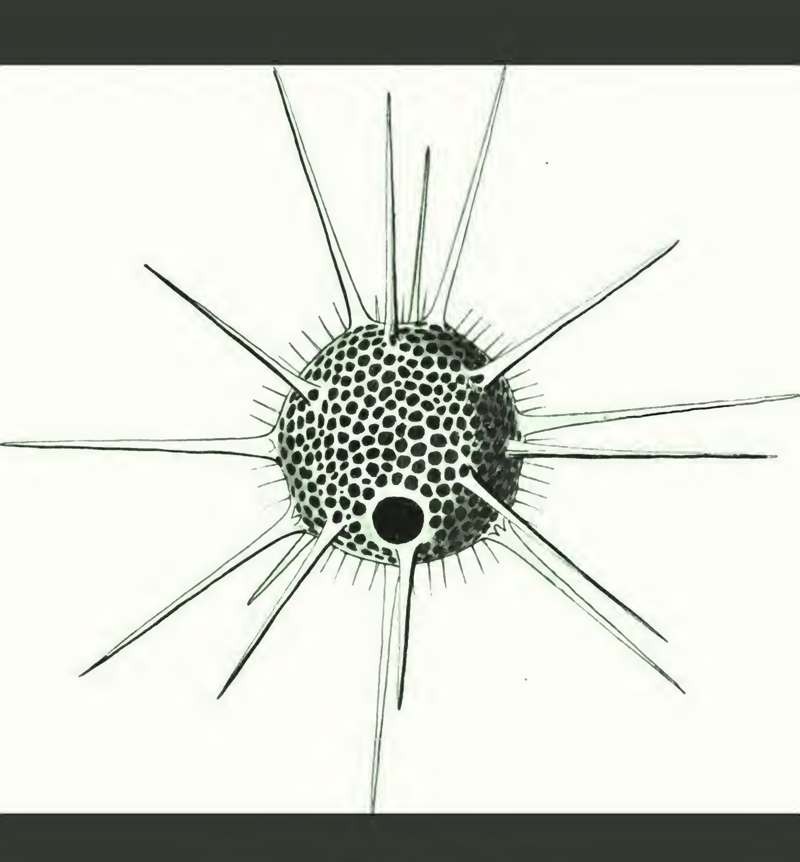


Über Gedächtnis, Vererbung und Pluripotenz

Valentin Häecker



Über Gedächtnis, Vererbung und Pluripotenz

August Weismann
zum achtzigsten Geburtstage gewidmet

von

Valentin Haecker,
Professor der Zoologie in Halle a. S.

Mit 14 Abbildungen im Text



Jena
Verlag von Gustav Fischer
1914



Wenn auf biologischem Gebiete ein Vergleich zweier Erscheinungsreihen mehr als eine veranschaulichende Zusammenstellung sein soll, wenn also zwei Prozesse miteinander verglichen werden, sei es um eine wirkliche Analogie zu begründen, sei es um den einen Prozeß als einen speziellen Fall des anderen nachzuweisen, dann darf das Tertium comparationis nicht bloß in einem Paar korrespondierender Einzelerscheinungen bestehen, sondern es müssen auch die vorangehenden und im allgemeinen auch die folgenden Erscheinungen zueinander in Beziehung gesetzt werden können. Wenn dann gefunden wird, daß in den beiden Erscheinungsreihen a mit a', b mit b', c mit c' zu vergleichen sind, dann muß in beiden Reihen die Aufeinanderfolge dieser Glieder die nämliche sein: es muß also die Reihe a, b, c der Folge a', b', c' entsprechen.

Diejenige weitergreifende Analogisierung, welche in der neueren biologischen Literatur am meisten Beachtung gefunden und zu den lebhaftesten Erörterungen geführt hat, ist der zuerst von Hering durchgeführte Vergleich zwischen dem eigentlichen Gedächtnis, d. h. der uns von unserem eigenen Bewußtseinsleben her bekannten Fähigkeit, sinnliche Wahrnehmungen in Gestalt von Vorstellungen wieder zum Vorschein zu bringen, und zwischen dem als „Vererbung"

zutage tretenden Vermögen der Organismen, während ihrer Entwicklung die elterlichen Eigenschaften zu reproduzieren. Beide Erscheinungen werden meist als Äußerungen eines und desselben Grundvermögens der organisierten Materie betrachtet, welche als Gedächtnis oder Reproduktionsvermögen im weiteren Sinne oder mit Semon als Mneme bezeichnet wird.

Die Macht des Gedächtnisses der organisierten Materie tritt nun, wie schon Hering betont hat, am stärksten in denjenigen Erscheinungen hervor, welche als Beweise für die Vererbung erworbener Eigenschaften aufgefaßt werden können. Was der Mutterorganismus während des individuellen Lebens erwirbt, das soll die Substanz des Keimes auf Grund jener Gedächtniskraft reproduzieren. Noch fester aber muß dem Gedächtnis des Kindes alles das eingeprägt sein, „was schon dem Mutterwesen eingeboren war und schon unzählbare Generationen hindurch an derselben organisierten Materie sich ereignete, deren kleines Bruchstück der Keim noch heute ist“. Und so entsteht die Vorstellung, daß die in der Entwicklungsgeschichte des einzelnen Individuums aufeinander folgenden Stadien in Form von Erinnerungsakten die Reihe der Zustandsänderungen reproduzieren, mit welchen die Vorfahren auf neue Außenreize reagiert hatten oder welche infolge von Übung oder Nichtgebrauch eines Organs hervorgetreten waren. Auch diejenigen Reaktionen, mit welchen die tierische Psyche den Eintritt neuer Verhältnisse beantwortet, also die psychischen Neuerwerbe in Gestalt von neuen Wahrnehmungen, Erfahrungen und angenommenen Gewohnheiten, kommen bei den Nachkommen wieder zum Vorschein, und zwar in Gestalt angeborener Instinkte. So hat sich eine besondere mnemistische Richtung des Lamarckismus entwickelt, welche durch die generelle Analogisierung der Vererbungs- und Ge-

dächtniserscheinungen dem Prinzip der Vererbung erworbener Eigenschaften eine neue Fassung gegeben hat.

Die Zusammenstellung der Gedächtnis- und Vererbungserscheinungen hat namentlich seit dem Erscheinen der Semonschen Arbeiten sowohl in biologischen wie in psychologischen Kreisen lebhaften Eindruck gemacht und vielfachen Wiederhall gefunden, und man könnte angesichts dieses weit verbreiteten Interesses erwarten, daß bezüglich der grundsätzlichen Möglichkeit einer solchen Parallelisierung und ihrer eventuellen wissenschaftlichen Tragweite die Ansichten bereits eine größere Klärung erfahren haben. Nun scheint es mir aber, daß auch diejenigen Biologen, welche am schärfsten oder jedenfalls am konsequentesten in das Problem „Gedächtnis und Vererbung" eingedrungen sind, Hering selbst, Haeckel, Oskar Hertwig, Rignano und besonders Semon, in einem Punkte doch nicht weit genug gegangen sind, indem sie nämlich darauf verzichtet haben, die Vergleichbarkeit der beiden Erscheinungsreihen in dem eingangs erwähnten Sinne Glied für Glied einer genauen Prüfung zu unterziehen. Zudem gewinnt man den Eindruck, daß bei Zitaten in biologischen, aber auch in psychologischen Werken in der Regel mit vorsichtiger Zurückhaltung, manchmal fast mit respektvoller Scheu die eigentliche Grundfrage nach der logischen Durchführbarkeit der Parallele umgangen wird.

In der vorliegenden Schrift soll nun vom Standpunkt des Biologen aus dieser Grundfrage und einigen damit im Zusammenhang stehenden Problemen näher getreten werden. Es sind natürlich vor allem die speziellen Gedankengänge Semons, und das Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften, auf welche Bezug zu nehmen ist. Da aber, wie sich zeigen wird, der Zusammenhang zwischen der Grundfrage

und diesen beiden Vorstellungskreisen nicht durch innere Notwendigkeiten begründet ist, so gehört weder eine ins einzelne gehende Kritik der Semonschen Lehre, noch eine erschöpfende Behandlung des Problems der Vererbung erworbener Eigenschaften zu den Aufgaben dieser Schrift. Es soll dies, um Einwänden von vornherein zu begegnen, ausdrücklich bemerkt werden.

I.

Die speziellen Thesen, um deren Richtigkeit es sich handelt, lauten bekanntlich: Das Wiederauftreten der von den Eltern erworbenen Abänderungen bei den Kindern findet ein Gegenstück in der Reproduktion der Empfindungen und Wahrnehmungen in Gestalt von Erinnerungsvorstellungen. Und weiter: die von Generation zu Generation fortschreitende Abänderung, wie sie nach Lamarck bei Fortdauer oder wiederholter Wiederkehr eines Reizes zustande kommt (progressive Vererbung), kann in Analogie gebracht werden mit der bei mehrmaliger Übung eines Organes hervortretenden Erleichterung oder Verstärkung seiner Tätigkeit, also mit der bekannten Wirkung des Gebrauchs oder der Übung.

Fassen wir zunächst den ersten Satz ins Auge, so ist klar, daß die vom Elter neuerworbene Eigenschaft mit der Wahrnehmung, das angenommene Wiederauftreten jener Eigenschaft beim Kinde mit der reproduzierten Vorstellung verglichen wird.

Meist wird aber sofort eine weitere spezielle Parallele gezogen, nämlich zwischen den Substraten bzw. Substratveränderungen, welche in den beiden Fällen den Ausgangspunkt für die Reproduktion bilden. Die Vergleichbarkeit der Substrate und der in ihnen hervorgerufenen Veränderungen wird schon von Hering angedeutet. Er stellt sich einerseits vor, daß im Fall erworbener Eigenschaften seitens des mütterlichen Organismus Einwirkungen „auf das molekulare Gefüge des Keimes“ stattfinden, welche für dessen künftige Ent-

wicklung bestimmend werden. Andererseits spricht er davon, daß wenn sinnliche Wahrnehmungen lange Zeit hindurch oder oft hintereinander gemacht werden, in unserem Nervensystem „eine materielle Spur zurückbleibt, eine Veränderung des molekularen oder atomistischen Gefüges", welche das Nervensystem zur Reproduktion befähigt.

Noch deutlicher drückt sich O. Hertwig hinsichtlich der Vergleichbarkeit der Substrate aus. Er schreibt nicht nur den Keimzellen, sondern sämtlichen Zellen des Organismus die wenigstens virtuelle Fähigkeit zu, Zustände des übergeordneten Organismus mittels eigener materieller Veränderungen festzuhalten und dieses Bild beim Entwicklungsprozeß aus inneren Ursachen zu reproduzieren. Hertwig sieht darin „eine Analogie zum Vermögen der Hirnsubstanz, Zustände der Außenwelt, die ihr durch die Sinnesorgane in Bildern, Klängen und anderen Empfindungen zugetragen werden, in das ihr eigene materielle System aufzunehmen und durch Zeichen in ihm festzuhalten". Hier werden also in bestimmter Weise die materiellen Veränderungen der Zellen zu Zustandsänderungen der Hirnsubstanz in Beziehung gebracht.

Noch eine dritte Parallele liegt ohne weiteres nahe, ja so nahe, daß wohl nirgends besonders darauf hingewiesen wurde, nämlich der Vergleich zwischen den Reizen, von welchen beide Erscheinungsreihen ihren Ausgangspunkt nehmen: im Fall der Vererbung die Milieu- oder funktionellen Wirkungen, welche die Abänderungen der Eltern ins Leben rufen, im Falle der geistigen Reproduktion die Außenreize, welche durch Vermittlung der Sinnesorgane und zentripetalen Nervenbahnen die Hirnsubstanz erregen.

Vergleichen wir nun die beiden Erscheinungsreihen Glied für Glied, wobei sofort auch ein eingangs hervorgehobener Punkt beachtet werden soll, nämlich die Frage, inwieweit

die Glieder der einen Reihe die nämliche zeitliche Aufeinanderfolge zeigen, wie die ihnen zugeordneten Glieder der anderen Reihe?

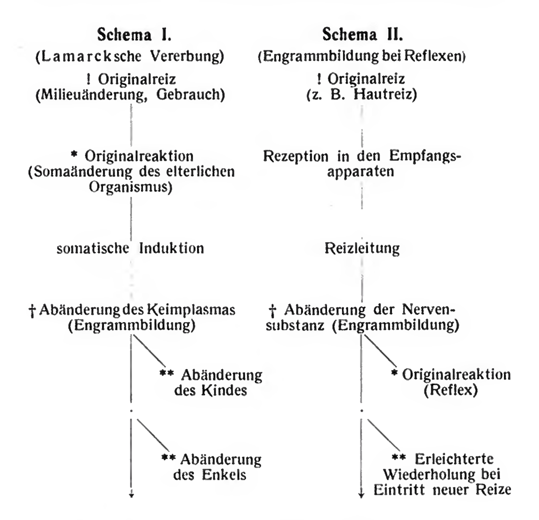
Dabei soll mit Semon unter Originalreiz derjenige Reiz verstanden werden, der im einen Falle den elterlichen Organismus einschließlich seiner Keimzellen, im anderen die Nervensubstanz trifft und erregt, und zwar derart, daß er sowohl eine unmittelbar wahrnehmbare Wirkung als auch eine Nachwirkung im Gefolge hat. Der unmittelbar zu beobachtende Erfolg des Originalreizes, im ersten Fall die beim elterlichen Organismus hervortretende Außeneigenschaft, auf dem Gebiet der rein psychischen Erscheinungen die Empfindung oder Wahrnehmung, wird als Reaktion oder als Originalreaktion bezeichnet. Die zurückbleibenden (engraphischen) Nachwirkungen, d. h. die Zustandsveränderungen, welche die Voraussetzung für die mehr oder weniger vollständige Reproduktion bilden, werden Dispositionen (Leibniz und die neueren Psychologen) oder Engramme (Semon) genannt. Bemerkt sei noch, daß in den schematischen Darstellungen die Originalreize durch !, die Originalreaktion durch *, die Reproduktion durch ** und die Bildung der Engramme durch † bezeichnet wird.

Bei der Vererbung erworbener Eigenschaften spielen sich nun nach der Auffassung der „Neolamarckisten" im wesentlichen folgende Vorgänge ab (Schema I):

Die Originalreize (!), seien es Veränderungen des Milieus oder der Lebenslage, seien es die von dem Gebrauch eines Organes ausgehenden funktionellen Reize, rufen am elterlichen Organismus eine Originalreaktion in Gestalt einer Abänderung, also eine neue Außeneigenschaft (*), hervor. Auf dem Wege der somatischen Induktion, durch Nerven- oder Blutleitung, findet dann eine Abänderung des der Engrammbildung

zugrunde liegenden Substrates, des Keimplasmas (†) statt. Wenn dann vom Keimplasma aus die Entwicklung eines neuen Organismus seine Entstehung nimmt, so wird in diesem die elterliche Abänderung auch ohne Einwirkung eines dem Originalreiz gleichen oder ähnlichen Reizes hervorgerufen (**).

Es kann hier kein Zweifel darüber bestehen, daß die Originalreaktion vor der Bildung des Engramms stattfindet.



Ehe wir nun zu den eigentlichen Gedächtniserscheinungen, mit welchen die beschriebenen Vorgänge im speziellen verglichen zu werden pflegen, übergehen, sollen noch ein paar Formen von Reproduktionen kurz analysiert werden, welche

von den reizphysiologischen zu den rein psychischen Vorgängen überleiten. Es handelt sich um Übungserscheinungen, bei welchen die Bildung von Engrammen und das Auftreten wirklich reproduktiver (mnemischer) Erscheinungen daraus erschlossen wird, daß bei Wiederholung einer bestimmten Tätigkeit diese immer leichter vor sich geht. Das Heranziehen dieser Fälle empfiehlt sich deshalb, weil auch hier die zeitlichen Verhältnisse, welche zwischen den einzelnen Gliedern der Erscheinungsreihe bestehen, verhältnismäßig einfacher Natur sind.

Ein dekapitierter Frosch, welcher nach Amputation eines Beines auf der operierten Seite mit Säure geätzt wird, wischt, nach fruchtlosen Versuchen mit dem amputierten Stumpf, mit dem Bein der anderen Seite die Säure weg. Nachdem er dies einmal getan hat, macht er die nämliche Bewegung leichter wieder (Pflüger).

Bei diesem noch vollkommen ins Gebiet der Reizphysiologie fallenden Vorgang kann, falls er in allen Punkten eindeutig ist, kaum ein Zweifel darüber bestehen, daß schon, während die Erregung das erstemal den Reflexbogen von der geätzten Hautstelle bis zum Bein der anderen Seite durchläuft, in den motorischen Kernen und überhaupt im Umschaltungsapparat des Rückenmarks diejenigen molekulären oder energetischen Zustandsveränderungen der Nervensubstanz, welche die Grundlage für eine erleichterte Reproduktion bilden, mindestens angebahnt werden. Es kann also wohl auch nicht bezweifelt werden, daß in diesem Fall (Schema II) die als Disposition oder Engramm zu bezeichnende Zustandsänderung des Substrats (†) wenigstens in ihren ersten Phasen schon kurz vor der Originalreaktion (*) zustande kommt und nicht erst durch diese hervorgerufen wird — im Gegensatz zu dem, was wir bei den Vererbungsvorgängen gesehen haben.

Wenn ferner ein Anfänger im Klavierspiel eine bestimmte Tonleiter erlernt, so werden zunächst lauter einzelne Willensimpulse nötig sein, um die Bewegungen hintereinander zur Ausführung zu bringen. Bei mehrfacher Wiederholung wird die Bewegung immer leichter vonstatten gehen und schließlich wird nur noch die einleitende Bewegung vom Willen diktiert, während die übrigen sich automatisch aneinander reihen.

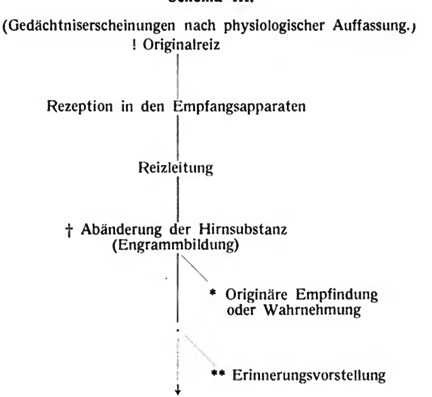
Hier liegt der Fall, wenigstens für unsere augenblickliche Betrachtung, noch ganz ähnlich wie bei den Reflexvorgängen, nur daß an Stelle des Außenreizes und der durch die sensiblen Nervenfasern dem Rückenmark zugeleiteten Erregung die von der Großhirnrinde den motorischen Zentren zuströmenden Impulse zu setzen sind. Es wird auch hier mit Sicherheit anzunehmen sein, daß schon beim allerersten Versuche des Anfängers in den motorischen Zentren und überhaupt in den in Betracht kommenden Nervenbahnen eine Disposition zurückbleibt, und daß also auch in diesem Fall mindestens der Beginn der Dispositionsbildung zeitlich vor die motorische Reaktion zu liegen kommt.

Was nun die Gedächtniserscheinungen im engeren und ursprünglichen Sinne des Wortes, also die Reproduktion von Empfindungen oder Wahrnehmungen in Gestalt von Erinnerungsvorstellungen anbelangt, so kommt für unsere Frage nach der zeitlichen Folge der einzelnen Prozesse der grundsätzliche Standpunkt in Betracht, den man gegenüber den Grenzfragen der Psychologie und Physiologie einnimmt.

Wenn man vom streng mechanistischen Standpunkt aus die Seele als Funktion des Gehirns und insbesondere die bewußten Empfindungen und Wahrnehmungen als Funktionen der durch Außenreize hervorgerufenen materiellen Veränderungen der Hirnsubstanz betrachtet, so wird man über die Aufeinanderfolge der Vorgänge nicht im Unklaren sein

(Schema III): Durch den Originalreiz werden Nervensubstanz und speziell bestimmte Teile der Großhirnrinde erregt und dadurch die Empfindungen oder Wahrnehmungen hervorgerufen. Es liegt also ein ähnliches Verhältnis vor, wie bei den einfachen Reflexen (vgl. Schema III mit Schema II), und der Mechanist wird wohl auch kaum Bedenken tragen, den Beginn der Dispositionsbildung mit der erstmaligen Ab-

Schema III.



änderung der Hirnsubstanz zeitlich zusammenfallen zu lassen. So würde sich also folgende Reihenfolge der Prozesse, soweit sie für den Vergleich zwischen Gedächtnis und Vererbung in Betracht kommen, ergeben: Originalreiz (!) — materielle Abänderung der Hirnsubstanz und Engrammbildung (†) — Originalreaktion (*) — Reproduktion (**). Bei einem Ver-

gleich mit den Vererbungserscheinungen (Schema I) zeigt sich dann sofort, daß in der Reihenfolge der Glieder eine Verschiedenheit besteht: bei der Vererbung erworbener Eigenschaften geht die Originalreaktion, d. h. die elterliche Abänderung, der die Engrammbildung bewirkenden Substratänderung, nämlich der Induktion des Keimplasmas, voran, bei den Erinnerungsvorgängen dagegen ist anzunehmen, daß die Originalreaktion, das Hervortreten der Empfindungen oder Wahrnehmungen, um eine wenn auch minimale Spanne Zeit hinter der engrammbildenden Substratänderung zurückbleibt. Daraus scheint mir aber mit Notwendigkeit zu folgen, daß vom mechanistischen Standpunkt aus die Parallele zwischen der Vererbung erworbener Eigenschaften und den rein psychischen Reproduktionsvorgängen nicht in der üblichen Weise gezogen werden darf.

Zu einem ähnlichen Resultat gelangt man, wenn man sich auf den Boden einer anderen Lehre stellt, die von einer Reihe von Physiologen vertreten wird: Es ist die von der modernen Psychologie als vulgäre Lehre bezeichnete Theorie der Wechselwirkung. Danach erscheinen die Phänomene des Bewußtseins ebenfalls als Funktionen der materiellen Veränderungen der organisierten Substanz, umgekehrt aber sind, wie dies im Begriffe der (mathematischen) Funktion selbst liegt, die materiellen Prozesse der Hirnsubstanz als Funktionen des Bewußtseins zu betrachten (Hering). Für den Physiologen kommt dabei die Frage nicht in Betracht, ob etwa Materie und Bewußtsein im Verhältnis von Ursache zur Wirkung oder ob sie in irgendeinem anderen Zusammenhange stehen, wenn man auch allerdings in der Regel die erste Hälfte des obigen Satzes in den Vordergrund treten läßt und, im Interesse einer kürzeren Ausdrucksweise, die Bewußtseinserscheinungen, speziell die Erinnerungsvorstellungen, kausal und

damit natürlich auch zeitlich als eine Folge der Substanzänderungen hinstellt. Man vergleiche z. B. das schöne Bild, welches Hering auf das Spiel der Vorstellungen anwendet: „Nur flüchtig betreten die Vorstellungen die Bühne des Bewußtseins, um bald wieder hinter den Kulissen zu verschwinden und anderen Platz zu machen .... Sie dauern nicht als Vorstellungen fort, sondern was fortdauert, das ist jene besondere Stimmung der Nervensubstanz, vermöge deren dieselbe den Klang, den sie gestern gab, auch heute wieder ertönen läßt, wenn sie nur richtig angeschlagen wird.“ Hier wird die mit einem Klang verglichene Vorstellung deutlich als eine Wirkung der Nervenstimmung aufgefaßt, d. h. als zeitliche und kausale Folge der Aktivierung oder Ekphorie eines bestimmten Engramms.

Nun sind aber Erinnerungsvorstellungen und Wahrnehmungen psychologisch betrachtet zweifellos sehr nahe verwandte Prozesse, und wenn man also die Aktualisierung einer Erinnerung als einen Folgezustand bestimmter Änderungen der Hirnsubstanz bezeichnet, so wird man Ähnliches für die primären Wahrnehmungen annehmen müssen. So erklärt z. B. auch Offner Wahrnehmungen und Erinnerungsvorstellungen für qualitativ nahestehende Vorgänge und sagt, indem er gegen die gleich zu erwähnende Annahme besonderer in der Hirnrinde gelegener „Erinnerungsfelder“ opponiert: „Der Art nach gleiche Prozesse im gleichen Organismus sind doch auch als funktionell gleich zu betrachten, d. h. als gleichartige Betätigungen oder Funktionen desselben Organes. So oft ich einen bestimmten Ton singe, sind es der Hauptsache nach immer dieselben Muskeln, die ich in Tätigkeit versetze. Und was beim Singen billig ist, das ist, dünkt uns, beim Vorstellen recht.“ Es wird also für Wahrnehmungen und Erinnerungsvorstellungen dieselbe Grundlage, nämlich in

beiden Fällen eine vorangehende Veränderung der Hirnsubstanz anzunehmen sein.

Für den Vergleich zwischen Gedächtnis und Vererbung kommt nun noch die spezielle Frage in Betracht, ob bereits diejenigen Veränderungen der Hirnsubstanz, welche unter der Wirkung des Originalreizes, also unmittelbar vor dem Auftreten der originären Wahrnehmung zustande kommen, einen dauernden Charakter haben, und so in morphologischer und physiologischer Hinsicht mindestens die Vorläufer der Engramme bilden, oder ob die Engrammbildung vielleicht erst sekundär nach dem Zustandekommen der Wahrnehmung und unter ihrer Mitwirkung vor sich geht.

Für die erstere Annahme, welche also mit der mechanistischen Auffassung (Schema III) übereinstimmen würde, scheinen diejenigen Fälle zu sprechen, in denen keine scharfe Grenze zwischen primärer Wahrnehmung und Erinnerungsvorstellungen gezogen werden kann, in welchen also jeder Gedanke an einen prinzipiellen Unterschied der den beiden Vorgängen zugrunde liegenden Zustandsänderungen des Gehirns abzuweisen ist. Hierher gehört ein Versuch, den Wundt, allerdings in anderem Zusammenhang, anführt. „Beleuchtet man eine Zeichnung mit elektrischen Funken, die in längerem Zeitraum aufeinanderfolgen, so erkennt man nach dem ersten und manchmal auch nach dem zweiten und dritten Funken fast gar nichts. Aber das undeutliche Bild hält man im Gedächtnis fest; jede folgende Erleuchtung vervollständigt dasselbe, und so gelingt allmählich eine klare Auffassung". Man könnte sich leicht denken, daß dieser Versuch in der Weise modifizierbar ist, daß bei den ersten Belichtungen nicht bloß „fast gar nichts", sondern überhaupt nichts wahrgenommen wird, und es würde dann außerordentlich schwer sein, festzustellen, bei welchen Belichtungen die erste Wahrnehmung

auftritt und bei welchen zuerst die Erinnerungsvorstellungen wirksam werden. Was Wahrnehmung ist und was die Erinnerung leistet, fließt hier vollkommen ineinander über, und so wird auch zwischen den Gehirnzuständen, welche den ersten eben noch hervortretenden Wahrnehmungsbildern zugrunde liegen, und den mit jeder Belichtung stärker eingegrabenen Engrammen kein prinzipieller Unterschied bestehen, d. h. es werden schon unter der unmittelbaren Wirkung des ersten Originalreizes Zustandsänderungen erfolgen, welche den Charakter einer Engrammbildung tragen. Es ist also anzunehmen, daß schon dem allerersten Wahrnehmungsakte Ansätze zur Engrammbildung vorangehen, so wie es im Schema III angegeben wurde.

Nun wird allerdings, wie bereits angedeutet wurde, von einigen Hirnphysiologen die Anschauung vertreten, daß den Gehirnprozessen, welche den Wahrnehmungen und Erinnerungsvorstellungen entsprechen, getrennte Stellen der Großhirnrinde als Substrat dienen und daß speziell den letzteren besondere „Erinnerungsfelder“ zuzuweisen sind. Beispielweise wird angenommen, daß das optische Empfindungsfeld in der Umgebung der Fissura calcaria an der Innenfläche des Hinterhauptlappens, dagegen das optische Erinnerungsfeld auf der lateralen Fläche des letzteren gelegen ist. Von dieser Annahme aus könnte man sich nun denken, daß die von dem Originalvorgang zurückbleibenden physischen Nachwirkungen erst sekundär nach vollzogener Wahrnehmung im Gehirn projiziert werden, daß also die Engrammbildung doch erst nach der Originalreaktion vor sich geht, also ähnlich wie bei der Lamarckschen Vererbung (Schema I). Aber abgesehen davon, daß, wie ein Hauptvertreter dieser Anschauungen, Ziehen, zugibt, die vorliegenden pathologischen Daten nicht absolut beweisend

sind[1]), so wird sich doch der Physiologe am leichtesten das Zustandekommen der Engramme in der Weise vorstellen, daß nicht etwa in irgendeiner Weise eine nachträgliche Bildung der letzteren erfolgt, sondern daß „von Anfang an bei jedem Sinnesreiz zwei Arten von Elementen in der Hirnrinde zugleich erregt werden, Empfindungselemente und Erinnerungselemente. Die Erregung der ersteren würde — von dem Spezialfall der sog. Nachbilder abgesehen — mit dem Verschwinden des Reizes, bzw. mit dem Aufhören der direkten Wirkung des Reizes sofort abklingen, während die Erregung der Erinnerungselemente in der Gestalt einer bleibenden Veränderung überdauern würde" (Ziehen). Wenn aber die Bildung des Erinnerungsfeldes gleichzeitig mit derjenigen des Empfindungsfeldes erfolgt, so muß sie, wie die letztere, vor dem Eintritt der Originalreaktion vonstatten gehen. Für die Frage, in welchem zeitlichen Zusammenhang das Entstehen der Wahrnehmung und die Engrammbildung stehen, kommt es also offenbar wenig in Betracht, ob wir eine Identität der Empfindungs- und Erinnerungsfelder oder eine gleichzeitige Bildung an getrennten Orten annehmen.

Alles in allem wird der auf dem Standpunkt der Wechselwirkungstheorie stehende Nervenphysiologe, wenn er überhaupt auf die Beziehungen zwischen den psychischen und materiellen Vorgängen näher eingehen und sie in einem vorläufigen Bild zum Ausdruck bringen will, die Prozesse am bequemsten in der nämlichen Reihenfolge anordnen, wie die mechanistische Anschauung, d. h. er wird die Originalreaktion (die Entstehung der Wahrnehmung) auf die ihr entsprechende Zustandsänderung des Gehirns zeitlich, wenn auch in einem ganz minimalen, unmeßbaren Abstand folgen lassen und in

1) Vgl. Ziehen, S. 18ff.; ferner Störring, S. 115ff., Offner, S. 13.

diese Zustandsänderung auch den Beginn der Engrammveränderung verlegen. Dann ergibt sich aber bei dem Vergleich der Gedächtnis- und Vererbungserscheinungen ebenfalls wieder eine Inkongruenz, nämlich die Schwierigkeit, daß bei ersteren die Originalreaktion (*) der die Engrammbildung einleitenden Zustandsänderung des Gehirns (†) nachfolgt, während sie bei letzteren der Änderung des Keimplasmas vorangeht.

Nach der Auffassung des psychophysischen Parallelismus würde allerdings die Sache etwas anders und scheinbar etwas günstiger liegen. Wenigstens fällt nach Wundt die Perzeption, d. h. der Eintritt einer Wahrnehmung oder Vorstellung in das Blickfeld des Bewußtseins, höchstwahrscheinlich mit der Erregung des zugehörigen Sinneszentrums unmittelbar zusammen, so daß die Erregung des Rindenzentrums eines Sinnesorganes und die Erhebung über die Schwelle des Bewußtseins als die beiden Seiten eines und desselben psychophysischen Vorgangs erscheinen. „Eine besondere Tätigkeit" und also auch ein gewisser Zeitraum ist erst erforderlich, um einem Eindruck die Aufmerksamkeit zuzuwenden, d. h. ihn in den eigentlichen Blickpunkt des Bewußtseins (zur Apperzeption) gelangen zu lassen.

Die mit der Perzeption beginnende Originalreaktion setzt also nach der parallelistischen Auffassung jedenfalls nicht erst nach der entsprechenden Zustandsänderung des Gehirns ein und insofern würde eine gewisse Annäherung an die Verhältnisse bei der Vererbung erworbener Eigenschaften vorliegen. Aber ein Vergleich der Gedächtniserscheinungen mit den letzteren ist trotzdem schon aus dem Grunde unannehmbar, weil nach der üblichen Auffassung, im Fall der Vererbung erworbener Eigenschaften, die Originalreaktion, nämlich die elterliche Abänderung, als die Ursache der primären Sub-

straтänderung, d. h. der im Keimplasma zustande kommenden Engrammbildung, anzusehen ist, während für die parallelistische Auffassung die Empfindungen und Wahrnehmungen einerseits und die Erregungen der Hirnrinde andererseits in keinem direkten kausalen Verhältnis zueinander stehen, sondern, wie eben erwähnt, nur als zwei verschiedene Seiten eines und desselben psychophysischen Prozesses zu betrachten sind. Im übrigen sind auch schon von psychophysischer Seite gegen die von Hering und seinen Nachfolgern vorgenommene Erweiterung des Gedächtnisbegriffes Einwände erhoben worden[1]).

Wir sehen also, daß von jedem der erwähnten Standpunkte aus kaum überwindliche Schwierigkeiten vorliegen, wenn man die bei der Vererbung erworbener Eigenschaften anzunehmenden Vorgänge mit den Gedächtniserscheinungen in eine engere Parallele bringen will, und zwar liegen die Schwierigkeiten in erster Linie in den verschiedenen zeitlichen und kausalen Beziehungen zwischen Originalreaktion und Engrammbildung. Da es sich hier aber um besonders wichtige Glieder der beiden Erscheinungsreihen handelt, so ist, wie mir scheint, mit Notwendigkeit die Folgerung zu ziehen, daß der Vergleich zwischen den eigentlichen Erinnerungsvorgängen und der Vererbung erworbener Eigenschaften in der üblichen Fassung nicht zulässig ist. Wenn also da und dort die Neigung besteht, gerade die Vergleichbarkeit beider Vorgänge als eine Art Indizium für die Möglichkeit einer Vererbung erworbener Eigenschaften heranzuziehen, so muß davon, wie ich glaube, weiterhin abgesehen werden.

1) Vgl. Meumann, S. 12ff.

II.

Es wurde im bisherigen gezeigt, daß der Vergleich zwischen Vererbung erworbener Eigenschaften und Gedächtniserscheinungen nicht durchführbar ist, wenn man nach dem Vorgange Herings die elterliche Somaabänderung zu der originären Wahrnehmung, die beim Kind wieder zum Vorschein kommende Abänderung zu der Erinnerungsvorstellung in Parallele bringt. Dabei blieb vorläufig dahingestellt, ob und in welchem Umfange überhaupt eine Vererbung erworbener Eigenschaften in dem weiteren Lamarckschen[1]), auch von Hering und seinen Nachfolgern angenommenen Sinne, d. h. im Sinne eines direkten Kausalzusammenhangs zwischen elterlicher und Kindesabänderung nachweisbar ist. Es wird dieser Punkt im übernächsten Abschnitt zur Sprache kommen. Hier soll zuvor untersucht werden, ob trotz der Schwierigkeiten, auf welche die übliche Verbindung beider Erscheinungsreihen stößt, der leitende Gedanke von Hering, Semon u. a. von der Biologie als richtig und wertvoll anzu-

---

1) Wonach erworbene Eigenschaften der verschiedensten Art vererbt werden können. Unter Lamarckscher Vererbung im engeren Sinn würde nur die Vererbung funktioneller Abänderungen zu verstehen sein.

erkennen ist, nämlich die Grundanschauung, daß geistige Reproduktion und Vererbung gewissermaßen nur Einzelphänomene einer allgemeinen Funktion der organisierten Materie, des Gedächtnisses im weiteren Sinne oder der Mneme, sind.

Drei Gruppen von Tatsachen kommen für diese Frage vorzugsweise in Betracht: die Veränderungen der Organismen unter der Wirkung künstlicher Lebenslagen, die Erscheinungen der Ontogenese und die als Rückschläge angesehenen Vorkommnisse.

Aus den Versuchen, welche Tower mit dem Koloradokäfer (Leptinotarsa) angestellt hat, wissen wir, daß bei Einwirkung abgeänderter Lebenslagen auf den fertigen, vollkommen ausgefärbten Käfer dieser selber in bezug auf seine Färbung keine Beeinflussung erfährt, daß aber die Nachkommen bestimmte erbliche, d. h. auch in den folgenden Generationen wieder zum Vorschein kommende Färbungsabänderungen aufweisen. Andeutungen von derartigen konstant gewordenen Abänderungen hat auch Woltereck bei Cladoceren gefunden.

Wenn wir in diesen Fällen in derselben Weise, wie bei den im vorigen Kapitel aufgezählten Vorgängen reproduktiver Art die Reihenfolge der einzelnen Prozesse feststellen wollen, so ist speziell für das Towersche Beispiel zu beachten, daß die Milieueinflüsse, nämlich Temperatur, Luftdruck, Luftfeuchtigkeit, offenbar nur zum Teil direkt auf die Keimzellen wirken, daß sie vielmehr zunächst die Empfangsapparate des Somas (Haut, Sinnesorgane) treffen und vermutlich erst auf dem Wege von Stoffwechselstörungen die Keimzellen beeinflussen. Es ist demnach folgende Reihe aufzunehmen (Schema IV):

Schema IV.

(Vererbung beim Koloradokäfer.)

! Originalreiz

Rezeption in den Empfangsapparaten

Reizleitung

† Abänderung des Keimplasmas
(Engrammbildung)

* Abänderung des Kindes

** Abänderung des Enkels

Ohne weiteres ergibt sich hier eine vollkommene Übereinstimmung mit Schema III (S. 11), welches die Reihenfolge der Einzelprozesse bei den Gedächtnisleistungen zur Darstellung bringt, wie sie nach der gewöhnlichen Auffassung anzunehmen ist. Sämtliche Glieder der einen Reihe finden in ungezwungener Weise Gegenstücke in Gliedern der anderen Reihe. Auch ist die Reihenfolge der vergleichbaren Glieder in beiden Fällen die nämliche und insbesondere kommt die originäre Reaktion in beiden erst nach der mit Engrammbildung verbundenen Substratänderung zustande, dort die Abänderung des Kindes nach der Entstehung der Keimesvariation, hier die originäre Wahrnehmung nach der Zustandsänderung der Gehirnsubstanz. Die dauernde Substratänderung bewirkt sodann, daß dort bei den Enkeln, Urenkeln usw., hier allerdings im gleichen Individuum, aber zeitlich nach-

einander die Reproduktionen der Originalreaktion sich aneinanderreihen, und das bekannte, von Weismann eingeführte Bild einer lang dahinkriechenden Wurzel, von der sich von Strecke zu Strecke einzelne Schosse erheben, könnte in gleicher Weise für die eine, wie für die andere Erscheinungsreihe Anwendung finden.

Wenn man mit Woltereck unter Präinduktion die Beeinflussung der dem Milieueinfluß nicht mehr ausgesetzten Kinder durch Vermittlung der elterlichen Gonaden, wenn man ferner unter nachhaltiger Präinduktion die Entstehung einer durch mehrere Generationen fortdauernden Abänderung versteht, so kann kurz gesagt werden: die Prozesse, welche bei einer nachhaltigen Präinduktion sich hintereinander abspielen, sind äußerlich vergleichbar den Vorgängen, welche bei der Bildung der Wahrnehmungen und Erinnerungsvorstellungen hintereinander folgen.

Die Vergleichbarkeit liegt namentlich nahe, wenn, wie dies bei den Towerschen Käfern der Fall ist, der Präinduktion der Nachkommen keine entsprechende Abänderung oder Induktion der Elterngeneration vorangeht. Ist letzteres der Fall, wie z. B. bei den von Kammerer transmutierten Geburtshelferkröten (Alytes), so kann natürlich der Vergleich in derselben Weise wie vorhin durchgeführt werden, aber die Induktion der Eltern ist nach dem im ersten Kapitel Gesagten außer Spiel zu lassen, da sie in der anderen Erscheinungsreihe kein zeitlich korrespondierendes Gegenstück findet. Der Vergleich hat sich vielmehr nur auf das Auftreten und Wiederauftreten der Abänderung bei den Kindern, Enkeln, Urenkeln usw. und andererseits auf die originäre Wahrnehmung und deren aufeinanderfolgende Reproduktionen zu erstrecken.

Die Parallele kann noch etwas weiter ausgeführt werden. Schon von Weismann ist darauf hingewiesen worden, daß

die durch äußere Einflüsse direkt oder indirekt hervorgerufenen Keimesvariationen nicht notwendig schon in der aus den Keimzellen unmittelbar hervorgehenden Generation in Gestalt von Außeneigenschaften zur Geltung kommen müssen, daß es vielmehr, z. B. bei Kulturpflanzen, oft viele Generationen dauern kann, ehe die im Keime unter der Wirkung der Milieueinflüsse und Ernährungsverhältnisse allmählich vor sich gehenden Zustandsänderungen soweit fortgeschritten sind, daß sie äußerlich sichtbar werden und nun in allen folgenden Generationen eventuell in zunehmender Stärke wieder auftreten[1]). Hier hätten wir dann eine Art Gegenstück zu der Erscheinung, daß unter Umständen ein Sinnesreiz mehrmals unser Nervensystem treffen muß, ehe eine Apperzeption und später eine von Reiz zu Reiz stärker werdende Reproduktion zustande kommt. Es sei auf das oben (S. 4) angeführte Wundtsche Beispiel hingewiesen.

Die Analogie zwischen den beiden Erscheinungsreihen ist also eine ziemlich weitgehende, aber es darf nicht außer acht gelassen werden, daß doch einige Unterschiede bestehen. Zunächst der, daß das Substrat, in welchem die Disposition durch die Originalerregung deponiert wird, im Falle der Präinduktion nach Annahme der Kontinuitätstheorie das von Generation zu Generation übermittelte Keimplasma, im anderen Falle die nur während des individuellen Lebens wirksame Nervensubstanz ist. Nimmt man einer weit verbreiteten Ansicht zufolge speziell noch an, daß im Nervensystem die Ganglienzellen die eigentlichen Depots der Dispositionen sind, so kommt als weiterer Unterschied hinzu,

1) Vgl. Weismann, Keimplasma, S. 573, wo dieses „unsichtbare Vorspiel" der Variationen vom Boden der älteren Determinantenlehre aus, und Vorträge, 3. Aufl., II, S. 130, wo es durch Germinalselektion erklärt wird.

daß im ersteren Fall das Keimplasma auf dem Wege der Teilung von Zelle zu Zelle übertragen wird, während die Ganglienzellen nach unseren jetzigen Kenntnissen im ausgewachsenen Individuum keine Vermehrung mehr erfahren.

Diese Unterschiede sind allerdings nicht von wesentlicher Bedeutung. Denn wenn einmal das Keimplasma eine Abänderung stabileren Charakters erfahren hat, so wird eine derartige Zustandsänderung ebensogut auf Tochter- und Enkelzellen übertragen werden können, wie man sich bei einem Bakterium oder einer Amöbe die Übertragung einer stofflichen Änderung des Protoplasmas und damit auch die Übertragung der dadurch bedingten physiologischen Qualitäten vom Mutter- auf den Tochterorganismus ohne Schwierigkeiten vorstellen kann. Die fortlaufende Kette der Keimzellen wird also Engramme ebensogut aufbewahren können, wie das Plasma der einzelnen Ganglienzelle oder andere Teile der Nervensubstanz. Es kommt hier in Betracht, was schon Hering, allerdings in anderem Zusammenhange, gesagt hat: „Ob es noch dieselbe organisierte Substanz ist, die einst Erlebtes reproduziert, oder ob es nur ein Abkömmling, ein Teil ihrer selbst ist, der unterdes wuchs und groß ward; dies ist offenbar nur ein Unterschied des Grades und nicht des Wesens."

Bedeutsamer ist aber ein anderer Unterschied. Im Falle der Vererbungserscheinungen handelt es sich um Umänderungen des Keimplasmas, deren Zahl nicht nur durch die relativ geringe Zahl der wirklich in Betracht kommenden physikalischen und chemischen Reizsorten, sondern auch durch die spezifische Architektonik des Keimplasmas bestimmt und eingeengt ist. Das Keimplasma einer Vogelart kann allenfalls so modifiziert werden, daß es gewisse Eigenschaften einer anderen, mehr oder weniger nahestehenden Vogelart zur Entfaltung bringt, nicht aber solche eines

ferner stehenden Säugetieres. Die Abänderungen sind gewissermaßen vor ihrer Verwirklichung in potentia gegeben, sie sind, wovon später ausführlicher die Rede sein wird, durch die Gesamtpotenz oder den Potenzschatz des Keimplasmas bedingt und begrenzt.

Demgegenüber ist die Fähigkeit der Hirnsubstanz, Eindrücke aufzunehmen und zu speichern, eine in quantitativer und qualitativer Hinsicht scheinbar unbegrenzte. Gewisse Grenzen sind ja allerdings gezogen: denn von den Außenreizen, welche den menschlichen Körper andauernd erreichen, wird bereits durch das Leistungsvermögen der Sinnesorgane eine gewisse Auswahl in qualitativer und quantitativer Hinsicht getroffen. Innerhalb dieser Grenzen ist aber doch die Mannigfaltigkeit der von der Hirnsubstanz aufgenommenen und gespeicherten Eindrücke eine unendlich größere, als man sie für das Keimplasma anzunehmen hat: man denke daran, daß manche Personen den Inhalt einer längeren Rede wenigstens streckenweise zu reproduzieren imstande sind, oder daß hochmusikalische Individuen Tonfolgen und Akkorde einer Oper auch nach einmaligem Anhören wiedergeben können.

Will man trotz dieser Unterschiede die Möglichkeit einer Parallele zwischen der Vererbung neu entstandener Variationen und der geistigen Reproduktion in der oben angegebenen Weise anerkennen und will man also beide Erscheinungen nur als zwei verschiedene Äußerungen einer und derselben mnemischen Urkraft der organisierten Materie auffassen, so erhebt sich die Frage, ob diese Synthese für die biologische Forschung einen Gewinn und die Anbahnung neuer Erkenntniswege bedeutet. Diese Frage ist wohl zurzeit noch im verneinenden Sinne zu beantworten. Die Verbindung zweier Erscheinungen wird wenigstens nur dann einen nennens-

werten Fortschritt bedeuten, wenn durch diese Verknüpfung die Erklärung der einen Erscheinung erleichtert wird, d. h. bei Vorgängen aus dem Gebiet der organischen Welt, wenn die anatomischen und physiologischen Grundlagen der einen Erscheinung bereits besser erkannt sind als die der anderen und eine Übertragung der gewonnenen Anschauungen von der ersteren auf die letztere erfolgen kann. Nun wird man aber darüber nicht im Zweifel sein können, daß unsere Vorstellungen von der Natur der Keimesabänderungen bis jetzt um nichts gefestigter sind, als unsere Kenntnisse von dem Wesen der Gehirnzustände, welche den Erinnerungen zugrunde liegen, und so dürfte jene Zusammenstellung zurzeit nur die Bedeutung einer provisorischen Aufstellung haben, von der es fraglich erscheinen mag, ob sie heute schon als Arbeitshypothese bewertet werden kann.

III.

Außer der speziellen Parallele zwischen Vererbung und Gedächtnis, mit welcher wir uns bisher beschäftigt haben, werden beide Erscheinungsreihen vielfach noch in einer allgemeineren Weise miteinander in Verbindung gebracht: die individuelle Entwicklungsgeschichte eines höher organisierten Tieres wird nämlich als eine fortlaufende Kette von Erinnerungen an die Entwicklungsgeschichte der ganzen großen Wesenreihe betrachtet, deren Endziel eben dieses Tier bildet (Hering).

In der Regel, so auch bei Hering, knüpft diese Vorstellung an jene engere Parallele an. Wie beim einzelnen Lamarckschen Vererbungsvorgang das Kind die elterlichen Eigenschaften auf Grund des Gedächtnisses der organisierten Materie reproduziert, so durchläuft jeder „sich entwickelnde Keim schnell und nur andeutungsweise eine Reihe von Phasen, die von der Wesensreihe, deren Abschluß er bildet, während eines unabsehbar langen Lebens nur Schritt für Schritt zur Entwicklung und Fixierung im Gedächtnis der organisierten Materie gelangten". Auch bei Semon bildet die Annahme einer Vererbung erworbener Eigenschaften im weiteren Lamarckschen Sinne die eigentliche Grundlage für die Mnemetheorie und damit für die Anschauung, daß auch für das Verständnis des ontogenetischen Geschehens mnemische Erklärungsprinzipien heranzuziehen sind.

Es ist indessen klar, daß die Auffassung, es möchten zwischen den ontogenetischen und den Gedächtnisvorgängen Beziehungen bestehen, auch dann vertreten werden könnte, wenn man sich die phyletische Entwicklung nicht auf lauter einzelnen Lamarckschen Prozessen aufgebaut denkt. Sie könnte auch unter der Voraussetzung Anhänger finden, daß die Anstöße der Außenwelt in anderer Weise zu erblichen Veränderungen führen, als auf dem Wege der elterlichen Somaabänderung, sei es, daß wie im Towerschen Fall, ohne Induktion des elterlichen Somas die Kinder präinduziert werden und die Originalreaktion also erstmals in der Kindergeneration hervortritt (S. 21, Schema IV), sei es, daß die durch äußere Einflüsse hervorgerufenen Keimesvariationen überhaupt erst nach einer Reihe von Generationen zur Entfaltung kommen (S. 23). Auf diese Weise könnte auch mancher nicht-lamarckistische Embryologe angesichts der Tatsachen, welche zur Aufstellung des „biogenetischen Grundgesetzes" geführt haben, zu einer Analogie zwischen den Vorgängen der Ontogenese und den Gedächtniserscheinungen hingeleitet werden.

Es muß daher wenigstens mit einigen Worten auf diese weitere Parallele und speziell auf die Semonsche Begründung eingegangen werden.

Semon macht zunächst darauf aufmerksam, daß die Wiederholung an sich, als welche sich das ontogenetische Geschehen in den aufeinanderfolgenden Generationen darstellt, zu ihrer Erklärung keineswegs der Vorstellung bedürfe, daß es sich hier um eine mnemische, auf dem Vorhandensein und der Wirksamkeit von Engrammschätzen beruhende Erscheinung handle. Nach dem Satz, daß gleiche Ursachen gleiche Wirkungen hervorrufen, lassen sich vielmehr, im Groben betrachtet, die Wiederholungen des ontogenetischen Geschehens

ebensogut verstehen, wie viele sich wiederholende Erscheinungen der organischen Natur, beispielsweise der Wechsel der Jahreszeiten oder die intermittierenden Eruptionen der Geyser.

Ein Anhaltungspunkt dafür, daß bestimmte Erscheinungen mnemischer Natur sind, würde sich nach Semon erst ergeben, wenn dabei die charakteristischen Eigentümlichkeiten mnemischer Prozesse nachzuweisen sind, d. h. wenn die Wiederholung schon durch Reizkomplexe hervorgerufen werden kann, die nur einen Teil derjenigen Reizkomplexe darstellen, durch welche die Originalreaktion hervorgerufen wurde.

Ein solches Verhalten ist aber, wie Semon ausführt, in der Tat nachzuweisen, und zwar vor allem auf Grund der bekannten experimentellen Eingriffe in die frühen Stadien der Eifurchung. Wenn bei Ktenophoren und anderen Tieren isolierte Furchungszellen oder isolierte Gruppen von solchen in bekannter Weise sich scheinbar normal weiter entwickeln, wie wenn sie noch im Verbande der übrigen wären, so haben wir eben einen Fall vor uns, in welchem der Ablauf des ontogenetischen Geschehens auch nach Elimination eines Teils der Voraussetzungen, unter der Wirkung nur eines Teils des normalen Reizkomplexes in nahezu normaler Weise vor sich geht. Die Erscheinung ist also als eine mnemische zu betrachten. Auch in denjenigen Fällen, in welchen die Entwicklung durch die Eingriffe zunächst wenigstens stark modifiziert wird, wie z. B. bei den Amphibien, sind Vorgänge mnemischer Natur nachzuweisen. Es treten früher oder später Reaktionen auf, welche eine Kongruenz herzustellen suchen „zwischen dem Zustande des operativ veränderten Restes des Systems und demjenigen Zustand, den das System erreicht haben würde, wenn kein Eingriff stattgefunden hätte“. Diese Reaktionen

sind aber, wie hier nicht näher ausgeführt werden kann, nach Semon nur so zu deuten, daß in jeder einzelnen Entwicklungsphase neben der neuen Originalerregung, welche sich aus der augenblicklichen, infolge des experimentellen Eingriffes vom Typischen abweichenden „energetischen Situation" ergibt, jeweils auch der früher bei den Vorfahren in der entsprechenden Phase vorhandene Erregungszustand und zwar jetzt als mnemische Erregung wieder auftritt, ähnlich wie dies bei den eigentlichen Gedächtnisvorgängen der Fall ist. Wie nämlich die Reaktionen des Unterschiedempfindens und Wiedererkennens mit Deutlichkeit zeigen, kommt hier neben der neuen Originalerregung stets auch eine selbständige, sei es der letzteren kongruente, sei es mehr oder weniger inkongruente mnemische Erregung zum Ablauf.

Die Semonsche Darstellung, die hier nur ganz kurz skizziert werden konnte, ist als ein Versuch zu betrachten, die von vielen Forschern als naheliegend empfundene Parallele zwischen ontogenetischer Reproduktion und Gedächtnis logisch und physiologisch zu begründen. Es ist abgesehen von verschiedenen wertvollen Begriffsbestimmungen und terminologischen Formulierungen, als ein Verdienst Semons zu bezeichnen, daß er erstmals in konsequenter Weise diesen Beziehungen nachgegangen ist.

Die Stellung, welche man zu der Auffassung der Gesamtontogenese als einer mnemischen Erscheinung einnimmt, wird nun zunächst davon abhängen, inwieweit man die Grundanschauungen der Mnemetheorie überhaupt[1]) als berechtigt ansehen will, vor allem die Ansicht, daß exogene somatische Abänderungen der Eltern in weitem Maße auf die Nach-

1) Mneme, S. 68, 86.

kommen übertragen werden und daß überhaupt die große Mehrzahl der von den Organismen ererbten und ihren Nachkommen übermittelten Dispositionen oder Anlagen als wirkliche Engramme anzusehen sind, d. h. als mehr oder weniger andauernde, durch Reize hervorgerufene Veränderungen der organischen Substanz.

Bezüglich der ersten Hälfte des Satzes soll im folgenden Abschnitte gezeigt werden, daß viele der in Frage kommenden Beobachtungen mehrdeutig sind, ganz abgesehen von der ungenügenden Beglaubigung und Durcharbeitung mancher Beispiele. Die zweite Hälfte der These ist wohl dann als richtig anzuerkennen, wenn man auf vererbungsgeschichtlichem Gebiet unter Engrammen nicht, wie dies bei der ursprünglichen, engeren Parallelisierung zwischen Vererbung und Gedächtnis als gegeben erschien, in erster Linie die vom elterlichen Soma dem Keimplasma induzierten Abänderungen versteht, sondern wenn man, wie dies im vorhergehenden Kapitel geschehen ist, vor allem auch an diejenigen dauernden Eindrücke denkt, welche unabhängig von einer vorhergehenden elterlichen Somaabänderung durch äußere Einwirkungen im Keimplasma gebildet werden, also an die blastogenen oder Keimesvariationen. Man wird dann tatsächlich sagen können, daß ein großer Teil der erblichen Dispositionen oder Anlagen einen Engrammcharakter hat. Ich möchte glauben, daß die Semonsche Mnemetheorie vorzüglich nach dieser Richtung eines weiteren Ausbaues fähig ist, wie dies übrigens Semon selber in einer späteren Schrift angedeutet hat[1]).

Was dann die entwicklungsmechanischen Beobachtungen anbelangt, welche Semon als spezielle Beweise für den

1) Probl. Vererb. erw. Eig., S. 175.

mnemischen Grundcharakter der Ontogenese betrachtet, so sei hier nur so viel erwähnt, daß diese wohl im Sinne Semons gedeutet werden können, daß aber vom Boden unseres gegenwärtigen Wissens aus doch auch noch andere Denkmöglichkeiten zuzugeben sind, wenn es sich um ein vorläufiges, allerdings immer nur sehr grobes Verständnis dieser Erscheinungen handelt. Es sei hier nur an die bekannten Vorstellungen von Roux und Weismann bezüglich der Existenz eines Reserveidioplassons oder Reservekeimplasmas und andererseits an die Anschauungen von Driesch über das Wesen der organischen Regulationen erinnert.

Der Einwand der Mehrdeutigkeit ist auch gegenüber denjenigen Tatsachen der Ontogenese zu erheben, welche ohne zu den eigentlichen Grundlagen der Semonschen Theorie zu gehören, für die naive Betrachtung den Vergleich mit Erinnerungsvorgängen besonders nahe legen. Es handelt sich um die während der Einzelentwicklung vorübergehend zutage tretenden rudimentären Organbildungen, welche als Rekapitulationen früherer phylogenetischer Organisationsstufen aufgefaßt werden. Auch für diese läßt sich zweifellos ohne Zuhilfenahme der mnemischen Betrachtungsweise eine verhältnismäßig einfache Erklärung finden. Wenigstens stehen kaum besonders gewichtige Gründe der Annahme im Wege, daß derartige Bildungen, wie z. B. die embryonalen Kiemenspalten amnioter Wirbeltiere, nur deshalb so lange festgehalten werden und mit so großer Zähigkeit immer wieder zum Vorschein kommen, weil infolge der engen Verbindung, in welcher die Entwicklungsbahnen der meisten Organe miteinander stehen, eine rasche Ausschaltung einzelner Organe aus dem Entwicklungsmechanismus nicht möglich ist, ohne daß die Harmonie des Ganzen gestört wird. Überdies handelt es sich bei manchen als phyletische Reminiszenzen zu be-

trachtenden Stadien um ontogenetische Durchgangsphasen, welche überhaupt gar nicht umgangen, also auch nicht ausgeschaltet werden können, weil sie eben notwendige Etappen auf dem allerdirektesten Wege zum Entwicklungsziele darstellen. Es sei hier an die ersten Phasen in der Entwicklung des Wirbeltierherzens, das sogenannte Amphioxus- und Fischstadium, erinnert. In allen solchen Fällen dürfte zunächst ein dringendes entwicklungsphysiologisches Bedürfnis nicht vorliegen, den Begriff der Erinnerung in einem anderen Sinne als in dem einer veranschaulichenden Metapher heranzuziehen.

Es ist nun noch eine dritte Gruppe von Erscheinungen zu erwähnen, welche den Gedanken an Erinnerungsvorgänge fast von selber aufkommen läßt. Es sind alle diejenigen Tatsachen, welche bis vor kurzem unter dem Begriff des Rückschlags oder Atavismus zusammengefaßt worden sind. Nun ist dieser Begriff, ähnlich dem ihm verwandten Latenzbegriff, in letzter Zeit auf Grund neuer Beobachtungen in den Vordergrund des Interesses gerückt worden und hat dabei eine genauere Umschreibung bzw. Einengung erfahren. Man kann jetzt schon auf Grund einer eingehenden, auf dem Boden der Mendel-Kreuzungen ermöglichten Analyse sagen, daß jedenfalls eine Gruppe von Rückschlägen, die Hybridatavismen, für den Vergleich mit Erinnerungsvorgängen höchstens indirekt in Frage kommen. Wenn z. B. durch Kreuzung von Taubenrassen das „Taubenblau" und die Zeichnung der Columba livia oder durch Verbindung von geeigneten Farbenmutanten der Hausmaus die graue Wildfarbe als Rückschlag willkürlich zum Vorschein gebracht werden kann, so ist nach unseren jetzigen Kenntnissen ein solcher Vorgang am besten so zu deuten, daß derartigen komplexen Eigenschaften jeweils mehrere selbständige Erbeinheiten (Anlagen, Determi-

nanten, Faktoren usw.) zugrunde liegen, daß die letzteren mehr oder weniger isoliert von den betreffenden Rassen oder Mutanten mitgeführt werden und nun auf Grund einer geeigneten Kombination zum Wiederaufbau des stammelterlichen Typus benutzt werden können. Das Taubenblau oder die Wildfarbe der Nager hat in diesem Fall nicht als ein geschlossener Anlagenkomplex während einer langen Folge von Generationen in einzelnen Individuen geschlummert, um dann nach Art mancher Erinnerungsvorstellungen durch einen äußeren Anstoß als Ganzes wieder zum Leben erweckt zu werden, vielmehr handelt es sich um eine vollkommen neue Komposition, die im wesentlichen auf Grund des früher herangezogenen Satzes: Gleiche Ursachen, gleiche Wirkungen verständlich gemacht werden kann. Denn wenn uns auch der Verlauf der phylogenetischen Entstehung des Taubenblaus und der grauen Anpassungsfarbe der Mäuse selbstverständlich unbekannt ist, so darf doch aus der heute bestehenden selbstständigen Erblichkeit der einzelnen komponierenden Faktoren mit einiger Wahrscheinlichkeit geschlossen werden, daß auch in der Phylogenese jene komplizierten Eigenschaften durch Addition einzelner Erbeinheiten zustande gekommen sind, daß also, abgesehen von der verschiedenen Geschwindigkeit des Summationsprozesses, beim ersten phylogenetischen Zustandekommen der Eigenschaften im Prinzip die nämlichen Elementarvorgänge in Wirksamkeit waren, wie bei ihrer jedesmaligen willkürlichen Erzeugung auf dem Wege der Kreuzung. Bei Wiederholungsvorgängen dieser Art liegt aber, wie oben in Anlehnung an Semon ausgeführt wurde, zunächst keine Veranlassung vor, an Erscheinungen mnemischer Art zu denken.

Von den übrigen Formen des Rückschlags, welche man mit Plate als Spontanatavismen den Hybridatavismen

gegenüberstellen kann, seien zunächst diejenigen erwähnt, welche sich im ontogenetischen Geschehen als echte Entwicklungshemmungen darstellen, d. h. als unvollständige Organbildungen, welche durch Stehenbleiben der Entwicklung auf einem früheren oder späteren Stadium zustande kommen. Erscheinungen dieser Art, welche gleichzeitig als mehr oder weniger vollkommene Reproduktionen früherer phylogenetischer Organisationsstufen aufgefaßt werden können, sind z. B. die Halsfisteln, das Foramen Panizzae, die Hypospadie beim Menschen, das Zurückbleiben der Hoden in der Bauchhöhle (Kryptorchismus) beim Menschen und Pferde.

Rein ontogenetisch betrachtet sind derartige Erscheinungen so zu erklären, daß infolge Wegfalls einzelner für die normale Entwicklung notwendiger Außen- oder Innenbedingungen, zum Teil infolge von Hemmungen, die von den Nachbarorganen ausgehen, die Entwicklung das typische Ziel nicht erreicht, ebenso wie auch anorganische Gebilde, z. B. Kristalle, unter ähnlichen Verhältnissen unvollständig bleiben können. Wenn man nun anerkennt, daß aus den oben (S. 33) erwähnten entwicklungsmechanischen Gründen jeder Entwicklungsprozeß phylogenetische (palingenetische) Phasen in sich schließt, so läßt sich bei solchen Hemmungsbildungen das gelegentliche Zusammenfallen gerade mit diesen Phasen, also die annähernde Übereinstimmung mit den Organisationsstufen hypothetischer Vorfahrenformen leicht verstehen, auch ohne daß das Vorhandensein eines besonderen, durch Erlebnisse oder Zustände der Vorfahren hervorgerufenen und durch lange Generationen hindurch fortgeführten Engrammes im ursprünglichen Sinne Semons mit Notwendigkeit angenommen werden müßte. Nur unter dieser letzteren Voraussetzung aber dürfte die Entstehung einer solchen Konvergenz als eine Art Gedächtnisvorgang aufgefaßt werden.

Auch dann, wenn solche Defekte erblicher Natur sind, wie das z. B. für die Hypospadie gilt, liegen die Verhältnisse ähnlich, nur daß die fehlenden Entwicklungsbedingungen dann nicht außerhalb des sich entwickelnden Organismus oder in benachbarten Organen, sondern in irgendwelchen Zuständen des Keimplasmas selber, beispielsweise in Defekten seiner Architektonik, gelegen sind, wie sie bei jeder Vermehrung der Plasmateilchen durch Unregelmäßigkeiten in der Assimilation und Selbstregeneration der Tochterteilchen verursacht werden können. Schon Giglio-Tos hat darauf hingewiesen, daß bei der Vermehrung so hoch organisierter Atomkomplexe, wie es die Keimplasmateilchen sicher sind, die Bildung von asymmetrischen Teilprodukten oder Tochterkomplexen an und für sich viel wahrscheinlicher ist, als diejenige von streng symmetrischen Hälften. Vielleicht liegt nun eine Quelle von erblichen Variationen retrogressiver Art darin, daß bei der Teilung einer Keimzelle die eine Tochterzelle die Gesamtheit der weniger vollständigen Tochteratomkomplexe erhält, und daß die letzteren infolge irgendwelcher Einflüsse den typischen Zustand des Keimplasmas nicht wieder zu erreichen vermögen[1]). Es ist klar, daß auch in diesen Fällen kein zwingender Grund vorliegt, eine etwaige Übereinstimmung der dadurch bedingten Außeneigenschaften mit früheren phyletischen Stufen als einen eigentlichen Erinnerungsvorgang zu betrachten.

Den echten Entwicklungshemmungen pflegen nicht ganz folgerichtig auch diejenigen Fälle angereiht zu werden, in welchen Organanlagen von normalerweise rudimentärem und vorübergehendem Charakter ausnahmsweise zur Weiterentwicklung und vollen Ausbildung gelangen, so das Auftreten der überzähligen Brustwarzen (Polymastie), die Fort-

1) Vgl. auch Allgemeine Vererbungslehre, 2. Aufl., S. 209.

dauer und starke Entwicklung des fötalen Haarkleides (Hypertrichosis), die Schwanzbildungen beim Menschen u. a. Auch bei derartigen Vorkommnissen steht nichts im Wege, von Rückschlägen zu sprechen. Nur braucht man bei ihnen ebensowenig wie bei den vorher aufgezählten mit Notwendigkeit eine mnemische Grundlage anzunehmen. Vielmehr finden sie ohne Schwierigkeit ihre Erklärung darin, daß infolge kleiner Verschiebungen und Störungen im normalen Bedingungskomplex gewisse, für die betreffenden Organe im Laufe der stammesgeschichtlichen Entwicklung entstandene Hemmungseinrichtungen in Wegfall gekommen sind. Im übrigen treten hier schon deutlich Beziehungen zu den im folgenden zu besprechenden Erscheinungen hervor.

Diejenigen Erscheinungen, welche mit unserem Gegenstand die engste Berührung haben, sind die durch die Reaktivierung latenter Anlagen entstehenden Spontanatavismen, die degressiven Mutationen nach de Vries. Namentlich aus der Pflanzenwelt sind viele Beispiele bekannt, unter welchen besonders die Zwischenrassen de Vries' von Interesse sind. Es sind dies Rassen, die auch bei strengster Selbstbefruchtung nie rein gezogen werden können, sondern immer wieder in einzelnen Exemplaren oder Organen Rückschläge auf die Stammform zeigen. Dahin gehört z. B. Trifolium pratense quinquefolium, welches neben Pflanzen mit ausschließlich vier- und fünfscheibigen Blättern in jeder Generation solche mit dreischeibigen Blättern produziert (de Vries), und Mirabilis jalapa variegata, welche neben den der Rasse eigentümlichen gelbgrünen, dunkelgrün gefleckten Blättern immer wieder einige völlig dunkelgrüne Sprosse treibt und bei Selbstbefruchtung stets eine Anzahl rein grüner Nachkommen erzeugt (Correns). Auf zoologischem Gebiete pflegen in diesem Zusammenhang die reinrassigen hornlosen Galloway-

und Suffolkrinder erwähnt zu werden, deren Kälber zuweilen kleine, lose anhängende Hörner bilden, und die ebenfalls hornlosen Southdownschafe, bei welchen ähnliche Verhältnisse vorliegen. Ein besonders schlagendes Beispiel hat Plate zitiert, nämlich Aberrationen der Schollen und Flundern, welche auf der augenlosen, dem Boden aufliegenden Seite pigmentiert sind.

Ebenso wie bei pflanzlichen Zwischenrassen das Auftreten des phylogenetisch älteren Merkmals durch ungünstige Ernährungsbedingungen gefördert werden kann, so läßt sich auch bei Tieren ein Einfluß der Lebenslage auf die Entstehung solcher Spontanatavismen nachweisen. So ist bekannt, daß bei Katzen, Kaninchen und Schweinen infolge der Verwilderung eine Annäherung an die Stammform in verschiedenen Merkmalen hervortritt, und bei der Geburtshelferkröte ist es Kammerer gelungen, durch Milieueinflüsse die bei anderen Batrachiern vorhandenen Brunstschwielen am Daumen der Männchen wieder zum Vorschein zu bringen.

In allen Fällen nun, in welchen Kreuzungseinflüsse wirklich ausgeschlossen werden können und welche also als echte Spontanatavismen zu bezeichnen sind, ergibt sich die nächstliegende Erklärung aus der Annahme latenter oder, falls sie in einer Rasse häufiger zur Entfaltung kommen, semilatenter Anlagen. Man kann nun im Sinne der Determinantentheorie und der Chromosomenhypothesen der Vererbung versuchen, diesen Vorstellungen eine morphologische Unterlage zu geben. Hat man aber in erster Linie die Möglichkeit eines Vergleiches mit Erinnerungsvorgängen im Auge, so genügt es zunächst, von „Dispositionen“ der Vererbungssubstanz zu sprechen.

Werden nun derartige im Keimplasma ruhende Dispositionen, nachdem sie sich in einer Reihe von Generationen

hindurch nicht betätigt hatten, aufs neue reaktiviert, so kann dieser Vorgang zweifellos mit der Wiedererweckung verblichener Erinnerungsbilder verglichen werden, und damit käme man, wenn man zunächst von der Frage nach der originären Entstehung jener Dispositionen absieht, im wesentlichen wieder auf die im zweiten Abschnitt als möglich anerkannte allgemeine Parallelisierung zwischen Vererbung und geistiger Reproduktion zurück. Würde es dann einmal gelingen, für die Lehre von der grundsätzlichen Gleichartigkeit aller körperlicher und geistiger Reproduktionsvorgänge eine festere Unterlage zu schaffen, als es bei unserer bisherigen morphologischen und physiologischen Kenntnis der die Engramme aufnehmenden Substrate möglich ist, dann würde auch der spezielle Vergleich zwischen der Entstehung degressiver Mutationen und der Betätigung psychischer Dispositionen in Gestalt von Erinnerungsbildern eine höhere Bedeutung gewinnen. Voraussetzung wäre dabei allerdings, daß das ganze Gebiet der degressiven Spontanatavismen durch genauere experimentelle Untersuchungen weiter geklärt und eine größere Anzahl von vollkommen einwandfreien Beispielen zur Verfügung gestellt werden kann.

Vorderhand scheint mir allerdings die Möglichkeit nicht ganz ausgeschlossen zu sein, daß das Gebiet der degressiven Spontanatavismen in Zukunft nicht nur dadurch eine zunehmende Einengung erfahren wird, daß manche der hierher gezogenen Fälle schließlich doch noch als Kreuzungsatavismen erkannt werden, sondern daß eine Einschränkung noch von einer anderen Seite aus droht.

In der Regel werden die normalerweise aktiven und die latenten Anlagen eines Organismus als Attribute des Keimplasmas betrachtet, welche diesem im Laufe der stammesgeschichtlichen Entwicklung h i n t e r e i n a n d e r zugesellt wor-

den sind. So würde z. B., um einen später zu behandelnden Fall schon hier kurz heranzuziehen, bei einem Radiolar aus der Familie der Aulosphäriden, welches abnormerweise Merkmale der Castanelliden zur Entfaltung bringt, nach der üblichen Auffassung entweder an ein Zurückfallen auf eine früher durchlaufene phylogenetische Stufe, also an einen Rückschlag, oder an eine progressive Mutation, an das Einschlagen einer für die betreffende Gruppe ganz neuen Entwicklungsrichtung zu denken sein. Anstatt dieser historischen Auffassung kann aber, wenigstens in einigen derartigen Fällen, eine andere Deutung versucht werden und zwar von einer Anschauung aus, welche in dieser Schrift schon einmal kurz berührt worden ist. Man könnte sich denken, daß den verschiedenen Erscheinungsformen einer Eigenschaft, welche als normal oder typisch, als aberrativ oder speziell als atavistisch bezeichnet werden, immanente Potenzen des Artplasmas zugrunde liegen, welche in dessen Grundeigenschaften begründet sind, eben so wie z. B. die verschiedenen Wachstumsformen der Schneekristalle, obwohl abhängig von dem Milieu, in letzter Linie doch durch die Grundeigenschaften der Verbindung H_2O bedingt sind; man kann sich ferner denken, daß diese Potenzen ihrer Zahl und Natur nach allerdings durch die Vorgeschichte des Artplasmas in gewissem Maße bestimmt sind, daß sie aber im einzelnen Falle zum Vorschein kommen, unabhängig davon, ob irgendein Vorfahre sie bereits einmal zur Entfaltung gebracht hat. So wird die Sache vermutlich bei den später zu besprechenden Abnormitäten der Radiolarien liegen. In dieser Weise sind aber möglicherweise auch manche Erscheinungen bei höheren Organismen zu deuten, die auf den ersten Anblick den Eindruck von unzweifelhaften Rückschlägen machen. Ich rechne hierzu die sogenannte Zebrastreifung der Equiden, welche besonders

häufig und in besonders deutlicher Weise als eine Folgeerscheinung der Artkreuzung zur Entfaltung kommt, und zwar auch dann, wenn beide Eltern, im Falle des bekannten Lord Mortonschen Bastardes Quaggahengst und braune arabische Stute, ungestreift sind. Schon in solchen Fällen, in denen die Streifung als Folge einer Artkreuzung auftritt, muß, wie man auch im übrigen die Erscheinung deuten mag, das Vorhandensein eines „Querstreifenfaktors" angenommen werden, also einer latenten Potenz, welche in einzelnen Arten, Rassen oder Blutlinien mitgeführt und eventuell durch Hinzutreten eines „Konditionalfaktors" aktiviert wird (Plate). Nun lassen sich aber einige der vorliegenden Tatsachen ebensogut, wenn nicht leichter, verstehen, wenn man annimmt, daß diese latente Anlage nicht bloß in einzelnen Linien, sondern im ganzen Equidenstamm als generelle Potenz verbreitet ist. Zu diesen Erscheinungen gehört das ganz unregelmäßige, „spontane" Auftreten von Rückenstreif, Schulter- und Beinstreifen bei den verschiedensten Pferderassen, z. B. bei englischen Rennpferden, bei belgischen Karrenpferden und bei Ponys, ferner die ungleichmäßige Ausdehnung der Streifung bei den einzelnen Individuen — vom einfachen Rückenstreif bis zu fast vollständiger, wenn auch nur in früher Jugend sichtbarer Zebrastreifung — und endlich die bemerkenswerte, gewissermaßen ein Gegenstück bildende Tatsache, daß die für den Esel charakteristischen Zeichnungselemente, der Schulter- und Rückenstreifen, bei einzelnen Ind viduen vollkommen verschwunden, also offenbar in den Zustand der Latenz versetzt sein können.

Vielleicht ergeben genauere Untersuchungen über die Erblichkeit der Streifung, daß im Einklang mit der früheren Ansicht sämtliche so verschiedenartigen Vorkommnisse in das Gebiet des Hybridatavismus fallen. Vorderhand möchte

ich aber glauben, daß die Tatsachen sich am besten von der Vorstellung aus zusammenfassen lassen, daß die Tendenz zu einer rhythmischen Bildung der Pigmente während der Flächenentwicklung der Haut eine generelle Potenz des Equidenstammes darstellt und daß sich dann auf dieser Grundlage einzelne mehr lokalisierte oder besonders scharf ausgeprägte Zeichnungstypen als Anpassungsmerkmale herausgebildet haben. So z. B. die einfache Färbung und Zeichnung der paläarktischen, zentral- und vorderasiatischen Steppen- und Wüstenbewohner, andererseits die Zeichnung der afrikanischen Tigerpferde, welche hauptsächlich durch die Kontraste zwischen intensiv pigmentierten und pigmentlosen Stellen wirkt und nach neueren zuverlässigen Beobachtungen eine außerordentlich genaue Anpassung an die Vegetations- und Lichtverhältnisse der afrikanischen Baumsteppe darstellt (Schillings).

Die Annahme solcher genereller Potenzen ist, wie später gezeigt werden soll, aus einer Anzahl von Tatsachen unmittelbar abzuleiten. Hier soll nur kurz die Frage behandelt werden, ob auch in Fällen, wie in den zuletzt besprochenen, in irgendeiner Weise die Möglichkeit besteht, die Richtigkeit einer solchen Hypothese zu prüfen, denn nur in diesem Falle würde deren Aufstellung berechtigt sein. Nun scheint mir eine Prüfung in mehrfacher Richtung denkbar zu sein. Zunächst müßte überall, wo das Auftreten eines derartigen spontanen „Rückschlags" beobachtet wird, auf dem Wege der genealogischen Untersuchung die Möglichkeit, daß ein Kreuzungsatavismus vorliegt und daß also das betreffende Merkmal eine komplexe, durch gelegentliches Zusammentreten mehrerer Faktoren aktualisierte Außeneigenschaft darstellt, vollkommen ausgeschaltet werden. Wenn nun wenigstens in einigen Fällen eine solche Ausschaltung tatsächlich

möglich und wenn demnach anzunehmen wäre, daß der betreffenden Eigenschaft eine einzige Erbeinheit zugrunde liegt, dann würde, wie ich glaube, ein so vereinzeltes Auftreten viel leichter zu verstehen sein, wenn man das Vorhandensein einer immanenten, virtuellen Eigenschaft bei sämtlichen Individuen, als wenn man die Übertragung einer „rezessiven" Anlage nur in einigen wenigen Blutlinien annimmt.

Wichtiger würde es natürlich für die Entscheidung der Frage sein, wenn man auf experimentellem Wege in jedem beliebigen Individuum, sei es durch Beeinflussung des seinen Ausgangspunkt bildenden Keims, sei es während der Ontogenese, die Eigenschaft durch besondere Reizwirkungen hervorrufen könnte. Daß prinzipiell einer derartigen künstlichen Manifestierung latenter genereller Potenzen nichts im Wege steht, geht aus den später zu besprechenden Temperaturversuchen mit Schmetterlingen hervor.

Endlich wäre es aber noch möglich, durch eine Analyse des entwicklungsgeschichtlichen Zustandekommens derartiger Eigenschaften die Notwendigkeit, daß überhaupt solche latente generelle Entwicklungsmöglichkeiten vorhanden sein müssen, morphologisch zu begründen.

IV.

Bei dem Vergleich der Vererbung erworbener Eigenschaften mit den Gedächtniserscheinungen spielte, wie wir gesehen haben, die Annahme eine große Rolle, daß zwischen der elterlichen Somaabänderung und der Kindesabänderung ein reines Kausalverhältnis bestehe. Die primäre Somaabänderung soll nämlich auf dem Wege der „somatischen Induktion" ein Engramm hervorrufen, und dieses soll dann seinerseits die Grundlage für die gleichsinnige Abänderung beim Kinde bilden, so daß also die Elternabänderung wenigstens die mittelbare Ursache der Kindesabänderung darstellt. Wir haben nun allerdings gesehen, daß eine Parallelisierung der Gedächtnis- und Vererbungserscheinungen auch ohne diese Voraussetzung in gewissem Sinne möglich ist, der Vollständigkeit halber muß aber trotzdem an dieser Stelle auf die Frage nach den näheren Beziehungen zwischen Elternabänderung, Keimesvariation und Kindesabänderung eingegangen werden.

Es ist viel die Frage erörtert worden, in welcher Weise eine solche somatische Induktion erfolgen möge. Hering und andere haben in erster Linie an Nervenleitung gedacht, eine Vorstellung, die neuerdings durch Rignano eine besondere Ausgestaltung erfahren hat. Andere haben nach dem Vorgang von Darwin eine stoffliche Leitung auf dem Wege der Blutbahnen für möglich gehalten.

Die Schwierigkeiten, welche der Annahme einer somatischen Induktion irgendwelcher Art im Wege stehen, sind besonders von Weismann hervorgehoben worden. Sie liegen bekanntlich weniger in der Vorstellung, daß überhaupt eine von dem Elter erworbene Abänderung **A** auf die Fortpflanzungszellen projiziert wird und hier eine mehr oder weniger bestimmte Keimesabänderung **a** hervorruft, sondern darin, daß das, was im Kinde als Folge der Keimesabänderung **a** zum Vorschein kommt, gerade wieder die Abänderung **A** sein soll. Nun kann man sich allerdings vorstellen, daß die somatische Induktion imstande ist, eine derartige Wiederholung zufällig einmal hervorzubringen, jedoch ist es vollkommen undenkbar, daß sie in regelmäßiger Weise diesen Enderfolg hat. Denn dies hätte, wie ich schon an anderer Stelle auseinandergesetzt habe, zur Voraussetzung, daß die Kette von Ursachen und Wirkungen x, y, z, die im elterlichen Organismus von der Abänderung **A** zur Keimzellenvariation **a** führt, in umgekehrter Reihenfolge wieder in Gang gesetzt wird, wenn sich aus der Keimzelle der junge Organismus entwickelt. Nur, wenn somatische Induktion und Eigenschaftsentwicklung reziproke Prozesse darstellen würden, könnte jedesmal wieder dem Ausgangspunkt **A** der Reihe x, y, z ein Endpunkt **A** in der Kindesentwicklung, dem **B** ein **B** usw. entsprechen. Nun kann aber offenbar von einer solchen Reziprozität oder Umkehrbarkeit der beiden Kausalketten gar keine Rede sein. Denn wie man sich auch im einzelnen die somatische Induktion vorstellen mag, so viel kann jedenfalls gesagt werden, daß es sich nur um wenige, in sich einheitliche Prozesse handeln kann, sei es um eine Nervenleitung, sei es um Abgabe und Transport von Stoffteilchen (? inneren Sekreten, Hormonen) auf dem Wege der Lymph- und Blutbahnen, sei es um eine von Zelle zu Zelle fortschreitende Um-

stimmung. Auf der anderen Seite aber kann wohl kaum bezweifelt werden, daß die ontogenetischen Vorgänge, welche im jungen Organismus zur Ausbildung einer Außeneigenschaft führen, schon nach unseren jetzigen Kenntnissen außerordentlich komplexer Natur sind, auf keinen Fall aber zu den vorhin genannten Leitungsvorgängen im Verhältnis einer einfachen Reziprozität stehen. Sie werden also nicht die Reihe x, y, z in umgekehrter Folge wiederholen, sondern eine ganz andere Reihe m, n, o bilden, deren Endglied im allgemeinen ebenfalls ganz anderer Art sein wird, als das Anfangsglied der Reihe x, y, z. Diese und manche anderen, neuerdings von Roux präzis gefaßten Schwierigkeiten, welche der Vorstellbarkeit einer somatischen Induktion im Wege stehen, haben nun bekanntlich dazu geführt, die experimentell ermittelten Fälle soweit als möglich durch die Annahme der reinen Parallelinduktion zu erklären: danach würde der Reiz, indem er in gleicher Weise auf sämtliche Zellen des Organismus, einschließlich der Keimzellen, eine direkte Wirkung ausübt, gleichzeitig und unabhängig voneinander einerseits bestimmte somatische Änderungen, andererseits die ihnen adäquaten Abänderungen der Keimzellen hervorrufen. Die Ehrlichschen Rizin- und Abrinmäuse welche die erworbene Giftfestigkeit auf die Kinder übertragen, werden vielfach als Schulfall angesehen: die Immunisierung der Muttertiere gegenüber Pflanzengiften, erstreckt sich hier, da die Anfangsdosen durch Vermittelung der Blutbahn in sämtliche Gewebe und Zellen, also auch in die Geschlechtsdrüsen gelangen, nicht bloß auf das elterliche Soma, sondern auch auf die Keimzellen. Sämtliche Zellen, einschließlich der Keimzellen, werden also eine analoge Abänderung erfahren, und die von den Keimzellen erlangte Zustandsänderung samt der auf ihr beruhenden neuen physiologischen Qualität wird

auf dem Wege der Zellteilung auf die sämtlichen Embryonalzellen und auf das ganze Kind übertragen werden können. Offenbar besteht hier kein kausales Verhältnis zwischen der elterlichen Abänderung und derjenigen des Kindes, man kann daher, streng genommen, nicht von einer Übertragung der ersteren sprechen, und so sind z. B. Weismann und Ribbert zu der Auffassung gelangt, daß die Parallelinduktion überhaupt nichts mit Vererbung zu tun habe.

Auch die Annahme der reinen Parallelinduktion stößt in sehr vielen Fällen auf unüberwindliche Schwierigkeiten, auf welche neuerdings insbesondere Semon hingewiesen hat. Wenn z. B. nach den Ergebnissen Kammerers beim Feuersalamander die Haltung der Muttertiere auf gelber Erde nicht nur bei ihnen selbst, sondern auch bei ihren in anderem Milieu aufgezogenen Jungen eine stärkere Gelbfärbung hervorruft, so erscheint es nach Semon vollkommen unmöglich, an eine Parallelinduktion der Soma- und der Keimzellen des Muttertieres zu denken. Denn weder das äußerst geringe Plus von Feuchtigkeit, welchem die auf gelber Erde lebenden Tiere gegenüber den auf schwarzer Erde lebenden ausgesetzt sind, noch die Lichtunterschiede können auf die Keimzellen eine unmittelbare Wirkung von solcher Stärke ausüben, daß die letzteren eine der Somaänderung adäquate Abänderung erfahren. In ähnlicher Weise ist auch in anderen Fällen eine direkte Reizung der Keimzellen durch die Milieubedingungen so gut wie ausgeschlossen.

Setzt man nun voraus, daß bei dem Kammererschen Falle und bei den übrigen Beobachtungen, auf welche Semon Bezug genommen hat, alle Fehlerquellen vermieden werden konnten, so wird man den Gründen, welche Semon gegen die Annahme einer weiteren Verbreitung der Parallelinduktion erhoben hat, recht geben und jedenfalls so viel anerkennen

müssen, daß der Vorstellung einer solchen ebenso Grenzen gezogen sind, wie derjenigen der somatischen Induktion. Es scheint also die Alternative: „parallele oder somatische Induktion" den Verhältnissen nicht gerecht zu werden, vielmehr liegt offenbar die Sache so, daß die Tatsachen, welche im Sinne einer Vererbung erworbener Eigenschaften gedeutet werden können, sehr verschiedenartiger Natur sind und also auch eine verschiedene Erklärung fordern. Vor allem kommen neben der reinen Parallelinduktion und neben einer mehr oder weniger typischen somatischen Induktion, wie ich glaube, noch besondere Formen einer doppelten Induktion in Betracht, welche, streng genommen, weder dem einen noch dem anderen der durch die Dettoschen Ausdrücke bezeichneten Typen angehören. Demnach können auch die Beziehungen zwischen Eltern- und Kindesabänderung sehr verschiedener Natur sein, entgegen der Annahme[1]), daß es sich in der Regel um ein reines Kausalverhältnis handelt.

Einige dieser Möglichkeiten seien im folgenden aufgezählt:

Schon von verschiedenen Seiten sind die bekannten, von Brown-Séquard und seinen Nachfolgern gemachten Beobachtungen, wonach die beim Meerschweinchen künstlich erzeugte Epilepsie innerhalb gewisser Grenzen erblich ist, im Sinne einer mehr gelegentlichen Kongruenz der Reizwirkung bei Eltern und Kindern gedeutet worden,

---

1) Ich gehe in dieser Darstellung ziemlich weit über die Andeutungen hinaus, die in der 1. u. 2. Auflage der Allgemeinen Vererbungslehre gemacht worden sind. Einige der in der vorliegenden Schrift aufgezählten Möglichkeiten sind bereits in einer kurzen Mitteilung in der Zeitschr. f. indukt. Abstammungslehre bei etwas anderer Anordnung und Bezeichnungsweise besprochen worden.

d. h. der Reiz soll zunächst im Muttertier eine konstitutionelle Schwächung allgemeiner Art hervorrufen, welche naturgemäß auch auf die Keimzellen übergeht und durch diese auf die Nachkommen übertragen wird. Als Symptome dieser allgemeinen Schwächung treten nicht nur bei den Eltern, sondern infolge der Schwächung des Keimplasmas auch bei den Kindern Erscheinungen verschiedener Art hervor, welche in beiden Generationen gelegentlich die nämlichen sein können. Im Hinblick auf dieses mehr zufällige Zusammentreffen würde auch leicht zu verstehen sein, daß die Ergebnisse Brown-Séquards und seiner Nachfolger zum Teil sehr stark voneinander abweichen.

Eine derartige, mehr gelegentliche Übereinstimmung der elterlichen und filialen Abänderung, eine fakultative oder akzidentielle Kongruenz der Symptome, darf nun, wie ich glaube, für ein viel weiteres Gebiet angenommen werden. Vielfach werden nämlich die Reize, welche die Eltern treffen, Gleichgewichtsstörungen allgemeiner Natur hervorrufen, welche, ohne daß sie zunächst die Vitalität wesentlich beeinträchtigen, zu einer Reihe von Anomalien mehr aberrativen als pathologischen Charakters führen. Indem solche Gleichgewichtsstörungen durch die Keimzellen hindurch auf die Nachkommen übertragen werden, können sie hier ebenfalls in Gestalt von morphologischen und biologischen Aberrationen zum Ausdruck kommen, und gelegentlich kann auf diese Weise eine genaue Wiederholung der elterlichen Abänderung bewirkt werden. Etwas derartiges mag z. B. vorliegen, wenn Klebs bei Sempervivum durch Einwirkung von Licht, Feuchtigkeit und Düngung erbliche Abänderungen der Blüten erzeugte, und wenn Blaringhem beim Mais durch Verstümmelung des Haupthalms Entwicklungsanomalien hervorrufen konnte, die auch bei

den nichtverstümmelten Nachkommen in abgeschwächtem Maße wieder auftraten[1]).

Die Veränderung der Lebenslage kann aber bei den Eltern nicht bloß Gleichgewichtsstörungen ganz allgemeiner Art, sondern, meist wohl als Folge der letzteren, auch solche mehr spezieller Natur hervorrufen. Insbesondere können dadurch die labilsten Elemente des Artbildes, nämlich die hochspezialisierten, am feinsten abgestimmten Anpassungscharaktere morphologischer und physiologischer Art aus der Gleichgewichtslage gebracht, also gewissermaßen die Spitzen oder äußersten Triebe der Art- und Rassenentwicklung kupiert werden. Als Wirkung jener Störungen treten also Hemmungen, Defekte oder, allgemeiner ausgedrückt, Entdifferenzierungen, Entspezialisierungen auf.

Beispielsweise bewirken im Zustande der Domestikation die veränderten Ernährungs- und sonstigen Milieuverhältnisse, daß das komplizierte Bild der „Wildfarbe" der Säuger und Vögel früher oder später auseinanderfällt; durch das Leben in der Gefangenschaft werden ferner nicht nur die sekundären Geschlechtscharaktere, z. B. die Geweihe des Edelhirsches, die karminrote Schmuckfarbe des Hänflings usw. in ihrer Ausbildung gehemmt, sondern es wird auch der Fortpflanzungstrieb unterdrückt oder aber die natürliche sexuelle Repulsion, welche als phylogenetisch junger Neuerwerb zwischen den Angehörigen auch nahe verwandter Arten besteht, aufgehoben; bei Vögeln z. B. bei der Amsel, hat schon Gewöhnung an die Nachbarschaft des Menschen Abweichungen von der natürlichen Ernährungs- und Nistweise und von der spezifischen Vermehrungsperiodizität zur Folge.

1) Vgl. auch H. Fischer, S. 755.

Schon in früheren Entwicklungsstadien können, was für die Entstehungsgeschichte der Entwicklungshemmungen eine gewisse Bedeutung hat, unter dem Einfluß ungewöhnlicher Reize „Entdifferenzierungen" zutage treten. So treten unter der Wirkung chemischer Agenzien (Äther, Chloroform) bei der Furchung der Kopepodeneier gewisse „primitivere" Formen der Kernteilung hervor, ein Anzeichen dafür, daß die Embryonalzellen trotz ihres geringen Differenzierungsgrades noch weiter entdifferenziert (hyperembryonalisiert) werden.

Die Entspezialisierungen bestimmter morphologischer und physiologischer Verhältnisse werden nur in seltenen Fällen als direkte lokalisierte Wirkungen der äußeren Reize aufzufassen sein, vielmehr werden sie, wie bereits angedeutet, in der Regel nur die sichtbaren Teil- und Folgeerscheinungen einer allgemeineren Konstitutionsänderung darstellen, welche auf dem Wege des Sinnes- und Nervenapparates oder durch Verdauungstraktus, Lymph- und Blutbahn hindurch dem ganzen Organismus induziert worden ist und in letzter Linie auf Veränderungen des Stoffwechsels beruht. Wie bei einem Erdbeben vor allem die Turmspitzen und Kamine leiden, so werden bei einer allgemeinen Gleichgewichtsstörung des Stoffwechsels zunächst die jüngsten Differenzierungen betroffen werden.

An diesen allgemeinen Konstitutions- oder Gleichgewichtsstörungen nimmt aber auch das Keimplasma teil. Man könnte z. B. in Anlehnung an Giglio-Tos[1]) annehmen, daß die morphologischen Einheiten des Keimplasmas, mag es sich um besonders große Moleküle (Biomoleküle) oder um Molekülgruppen nach Art der Weismannschen Biophoren,

1) Vgl. oben S 36.

Determinanten und Ide handeln, infolge abnormer Stoffwechsel- und Assimilationsverhältnisse nicht imstande sind, die vorübergehenden Veränderungen, die sie selbst bei jedem Zweiteilungsakt notwendig in ihrer Struktur erfahren müssen, zu kompensieren. Es würden also die Tochterteilchen unfähig sein, die für den „ruhenden“ Zustand der Keimzellen typische Plasmaarchitektonik vollständig wiederherzustellen, und es würde dann leicht zu verstehen sein, wenn gerade die vom Keimplasma zuletzt erworbenen physiologischen Qualitäten in Wegfall kommen, weil diese die jüngsten, am meisten komplizierten morphologischen Verhältnisse des Keimplasmas zur Voraussetzung haben. Es spielt bei dieser Auffassung keine Rolle, ob man als die materielle Basis jener Qualitäten irgendwelche locker angefügten „Determinantengruppen“ oder „Seitenketten“ oder besondere Konfigurationen der Atomgruppen oder aber inter- und intramolekuläre Spannungszustände ansieht.

Dementsprechend werden nun auch bei den Nachkommen vorzugsweise die jüngsten, am meisten spezialisierten Komponenten des Artbildes, die auch in der Ontogenese im allgemeinen zuletzt zur Entfaltung gelangen, aus dem Geleise gebracht oder in ihrer Entwicklung vollkommen unterdrückt werden. Dies werden aber mindestens zum Teil dieselben Charaktere sein, die schon bei den Eltern durch die nämlichen Einflüsse entspezialisiert worden waren. So würde eine Kongruenz besonderer Art zustande kommen, die vielleicht zweckmäßig als fakultative Defektkongruenz bezeichnet wird.

Ich glaube, daß auf diese Weise die Tatsachen in vielen Fällen befriedigend erklärt werden können. So habe ich schon seit längerer Zeit einige der erblichen Zeichnungsabänderungen, die bei Wirkung extremer Temperaturen auf

das Puppenstadium der Schmetterlinge beobachtet werden, als Entdifferenzierungen gedeutet: so wenn im Falle von Vanessa urticae sowohl beim Elter als beim Kinde die ziegelrote Grundfarbe in ein düsteres Braun übergeführt und die blauen Fleckchen am Flügelrande getilgt werden. Die Erblichkeit dieser Abänderungen ist wohl so zu verstehen, daß die allgemeine, durch die extremen Temperaturreize hervorgerufene Konstitutionsänderung sich einerseits in einer Nivellierung gerade der höchstspezialisierten Merkmale der Elterngeneration, andererseits in einer Hemmung oder gewissermaßen Beschneidung des Keimplasmas äußert, welche notwendig auch beim Kinde in erster Linie die Zurückdifferenzierung der jüngsten Bildungen zur Folge haben muß. Beim Tagpfauenauge Vanessa io sind bisher erst bei der unter der Milieuwirkung stehenden Elterngeneration Entspezialisierungen ähnlicher Art hervorgerufen worden, z. B. die Überführung des spezifischen Purpurbrauns in ein düsteres Braun und die Auslöschung der Augenflecke. Würde es gelingen, auch bei diesem Falter durch Temperaturwirkung die Nachkommen zu präinduzieren, so würden letztere vermutlich im wesentlichen dieselben Abänderungen wiederholen.

Auch bei hochspezialisierten physiologischen Eigenschaften und speziell auch bei komplizierten Instinktformen halte ich eine solche Doppelwirkung der äußeren Einflüsse und die Entstehung einer fakultativen Defektkongruenz für möglich. Wenn Bordage berichtet, daß in Réunion der europäische Pfirsichbaum den an das gemäßigte Klima angepaßten periodischen Laubfall aufgibt und daß seine Nachkommen von vornherein immergrün sind, auch wenn sie in Höhenlagen mit gemäßigtem Klima aufgezogen werden, oder wenn nach Pictet die Raupen des Eichenspinners (Lasio-

campa quercifolia) durch Wärme und reichliche Ernährung veranlaßt werden können, den Winterschlaf aufzugeben und die folgende Generation auch unter normalen Verhältnissen keinen Winterschlaf hält, so könnten sehr wohl Defektkongruenzen im obigen Sinne vorliegen. Mit Verhältnissen ähnlicher Art hat man es, wie ich glaube, auch zu tun, wenn die Geburtshelferkröte (Alytes) unter der Wirkung künstlicher Milieuveränderungen zu den „primitiven“ Laichgewohnheiten anderer Froschlurche zurückkehrt und wenn diese Instinktänderung auf die Nachkommen übertragen wird (Kammerer).

Ebenso wie die auf einer allgemeinen Konstitutionsänderung beruhende Doppelinduktion des elterlichen Somas und der elterlichen Keimzellen fakultativ die nämlichen Entdifferenzierungen bei Eltern und Kindern hervorrufen kann, so lassen sich wohl auch einzelne Fälle einer Übertragung positiver Erwerbe von der nämlichen Grundannahme aus verstehen. Wenn bei den Cladoceren durch besonders reichliche Nahrung der Kopfhelm vergrößert wird, so ist dies nach Woltereck durch den gesteigerten Blutdruck in gewissem Grade mechanisch bedingt. Nun bewirkt aber die Überernährung auch eine gesteigerte Assimilationsfähigkeit des Keimplasmas und so werden die Nachkommen von vornherein einen hypernormalen Ernährungszustand und gesteigerten Blutdruck aufweisen und dementsprechend auch alle Organe, deren Entwicklung unmittelbar vom Blutdruck abhängt, zu besonders starker Entfaltung bringen, also natürlich auch den Kopfhelm. So denkt sich, wofern ich ihn recht verstehe, auch Woltereck das Zustandekommen der erblichen Übertragung maximaler Helmhöhen.

Frägt man sich, in welchem Verhältnis in den bisher aufgezählten Fällen die elterliche Somaabänderung zur

Keimes- und Kindesabänderung steht, so kommt man zu dem Ergebnis, daß weder ein direktes kausales Verhältnis, wie bei der somatischen Induktion im gewöhnlichen Sinne des Wortes, noch eine vollkommene Unabhängigkeit, wie bei der reinen Parallelinduktion, vorliegt. Vielmehr hat die somatische Abänderung der Eltern und die durch die Keimesvariation bedingte Kindesabänderung ihre gemeinsame Grundlage in primären Veränderungen der Gesamtkonstitution und des allgemeinen Stoffwechsels, welche ihrerseits die unmittelbare Wirkung der Außenfaktoren darstellen: Die Eltern- und Kindesabänderung stehen also nicht zueinander im Verhältnis von Ursache und Wirkung, sondern erscheinen als zwei auf verschiedene Weise zustande kommende Wirkungen derselben Anfangsursache. Man kann demnach von einer indirekten, d. h. nicht durch die Reize selbst bewirkten Parallelinduktion der elterlichen Soma- und Keimzellen reden, und zwar hat diese Parallelinduktion noch die Besonderheit, daß die elterliche und die filiale Somaabänderung im Zusammenhang mit ihrer ungleichen Entstehungsweise nur in einer mehr fakultativen oder akzidentiellen Weise miteinander übereinstimmen.

Da der Ausgangspunkt auch der Kindesabänderung die Konstitutionsveränderung der Eltern ist, so kann wohl unbedenklich von einer „Vererbung“, und zwar von einer fakultativ-identischen Vererbung, gesprochen werden.

Die durch reine Parallelinduktion bewirkte Kongruenz, wie sie bei den Ehrlichschen Rizin- und Abrinmäusen anzunehmen ist, und die fakultativ-identische Vererbung sind dadurch unterschieden, daß im ersteren Fall der Reiz (bei den Ehrlichschen Mäusen das Gift) direkt zu den Soma- und Keimzellen hingelangt, während im letzteren Falle die Reize, welche durch die Einlaßpforten des Sinnes- und

Nervenapparates und des Verdauungstraktus hindurch den Körper treffen, zunächst in einer mehr allgemeinen Weise den Stoff- und Energiewechsel beeinflussen. Die korrespondierenden Abänderungen bei Eltern und Kindern sind dann nur spezielle Äußerungen dieser allgemeinen Zustandsänderung. Eine scharfe Abgrenzung und Unterscheidung der beiden Formen der Doppelinduktion wird allerdings wohl kaum möglich sein, und dasselbe dürfte auch für den dritten Modus Gültigkeit haben, welcher im folgenden besprochen werden soll.

In manchen Fällen stellen die bei den Eltern experimentell erzeugten und erblich übertragenen Abänderungen zweifellos weder Entwicklungshemmungen oder Entdifferenzierungen dar, noch entsprechen sie den im Naturzustand vorkommenden Plusvarianten und maximalen Modifikationen. Sie machen vielmehr zunächst durchaus den Eindruck von wirklichen Neuerscheinungen im Sinne künstlich aufgezwungener, vollkommen neuer Abnormitäten. Wenn z. B. unter der Wirkung extremer Temperaturen der mittlere und äußere Randfleck am Vorderflügel verschiedener Vanessa-Arten (Vanessa urticae, polychloros, io, c-album) zu einem größeren rechteckigen Fleck verschmelzen, so wird diese Erscheinung um so eher als ein Novum angesehen werden können, als bei keiner jetzt lebenden Vanessa-Art dieser Zeichnungstypus im natürlichen Zustand vorkommt. Speziell bei Vanessa urticae kann auch die Übertragbarkeit dieser künstlich aufgezwungenen Abänderung nachgewiesen werden.

Das Verständnis solcher scheinbar neuen Eigenschaften und ihrer Übertragung auf die Nachkommen läßt sich nun durch die Annahme wesentlich erleichtern, daß hier keine eigentlichen Nova im strengen Sinne des Wortes vorliegen, daß vielmehr nur Entwicklungsmöglichkeiten aktiviert werden,

welche in Form latenter Potenzen in sämtlichen Vanessa-Keimen enthalten sind, aber nur unter ganz besonderen Verhältnissen zum Vorschein kommen. Diese Potenzen sind in unserem Falle außerdem als generell zu bezeichnen, da sie offenbar in der ganzen Gattung in gleichem Maße verbreitet sind. Welchen Vorteil diese Vorstellung, die schon im Vorhergehenden wiederholt herangezogen worden ist, für die Erklärung solcher sonst kaum verständlichen Erscheinungen gewährt, soll hier mit wenigen Worten gezeigt werden.

Abnormitäten kommen ganz allgemein dadurch zustande, daß der Entwicklungsverlauf, sei es schon ab ovo, sei es erst im Laufe der Ontogenese, unter der Wirkung irgendwelcher Reize Abweichungen vom Typus aufweist. Diese Abweichungen beruhen, wofern die Grenzen der Vitalität nicht überschritten werden, zweifellos auf verhältnismäßig geringen Schwankungen im Mechanismus und Chemismus der Entwicklung, und letztere sind ihrerseits auf eine abweichende Reaktionsweise des Artplasmas zurückzuführen, mögen nun jene Reize das den Ausgangspunkt der Entwicklung bildende Keimplasma oder, wie bei exogenen Abänderungen, Teile des Organplasmas getroffen haben. Die Zahl der möglichen Reaktionsweisen oder Potenzen des Artplasmas und danach die Zahl der Entwicklungsmöglichkeiten ist aber, wie später ausgeführt werden soll, in letzter Linie durch die stoffliche Zusammensetzung, durch die Architektonik des Artplasmas bedingt und kann demnach nicht unbegrenzt sein.

Dieses Verhältnis mag, wenn es einmal ausgesprochen ist, als etwas Selbstverständliches erscheinen, jedenfalls ergibt sich aber, sobald darauf etwas mehr Nachdruck gelegt

wird, eine einfache Erklärung mancher Vererbungserscheinungen, insbesondere der Übertragung scheinbarer „Nova".

Es stehen dabei zwei Wege für die Deutung offen. Entweder kann man sich auch hier wieder den Vorgang als die Wirkung einer indirekten Parallelinduktion des elterlichen Somas und der elterlichen Keimzellen vorstellen. Man hätte sich dann zu denken, daß durch die äußeren Reize zunächst der Stoffwechsel des Elternorganismus in irgendeiner Richtung alteriert wird und daß auf dieser gemeinschaftlichen Basis sowohl Teile des Organplasmas als auch des Keimplasmas der Geschlechtszellen aus dem typischen Zustand z in einen derjenigen Zustände z', z'', z''' übergeführt werden, welche als virtuelle Zustände dem Artplasma eigentümlich sind. Es werden dann sowohl in den Organen des Elternorganismus, als auch im Kinde die dem Zustand z', z'' oder z''' entsprechenden Eigenschaftskomplexe Z', Z'', Z''' zum Vorschein kommen können. Der Vorgang würde also eine gewisse Ähnlichkeit mit der von *Roux* angenommenen *biplasmatischen Parallelinduktion* haben, welche in einer gleichzeitigen Wirkung der äußeren Reize auf das von vielen Somazellen mitgeführte Reservekeimplasma und auf das eigentlich generative Keimplasma der Keimzellen bestehen soll.

Es wäre aber von unseren Voraussetzungen aus auch an die Möglichkeit einer *eigentlichen somatischen Induktion* zu denken. Werden nämlich während des Somazustandes Z, welcher dem für die Art oder Rasse typischen Keimplasmazustand z entspricht, einzelne Teile des Körpers durch äußere Reize in den als latente Entwicklungsmöglichkeit gegebenen Zustand Z' übergeführt, so könnte von der betreffenden Stelle aus eine allmähliche *Umstimmung* oder „*Assimilation*" auch der übrigen Teile des Körpers

einschließlich der Keimzellen erfolgen, so daß sie ebenfalls die dem Zustand Z' entsprechende Beschaffenheit annehmen. Eine Art Analogon, welches eine derartige allmähliche Umstimmung unserem Verständnis etwas näher bringen kann, bilden die regulatorischen Umordnungs- und Umstimmungsvorgänge, die bei der tierischen und pflanzlichen Regeneration von der affizierten Stelle aus die nähere oder fernere Umgebung beeinflussen. Ob im übrigen bei einer solchen Umstimmung eine stoffliche Übertragung durch zirkulierende Hormone oder eine direkte, von Zelle zu Zelle fortschreitende Substanzverähnlichung oder Assimilation im engeren Sinne oder endlich eine Leitung energetischer Art eine Rolle spielt, muß ebenso wie bei den Regenerationsvorgängen zunächst dahingestellt bleiben. Jedenfalls kann aber von der Grundanschauung aus, daß überhaupt nur eine gewisse Zahl von gegebenen Entwicklungsmöglichkeiten bestimmter Natur in Betracht kommt, der Vorgang einer somatischen Induktion wesentlich leichter verstanden werden, als wenn eine unbegrenzte Zahl von unbestimmten Möglichkeiten in Frage käme. Es sei mir erlaubt, ein Bild nochmals heranzuziehen, das ich an anderer Stelle gegeben habe:

Im Signal- und Chiffreverkehr, z. B. bei dem an der See gebräuchlichen Wettersignaldienst, ist es möglich, mittels einer verhältnismäßig geringen Zahl von Zeichen sich zu verständigen, da die Zahl der in Betracht kommenden Mitteilungen eine begrenzte und jede einzelne im Schlüssel des Empfängers vorgemerkt ist. Ebenso wird auch die somatische Induktion, d. h. die Signalisierung zwischen Soma- und Keimzellen eine wesentlich einfachere sein, wenn es sich nicht darum handelt, daß eine unbegrenzte Anzahl von exogenen Abänderungen (z. B. funktionellen Veränderungen einzelner Muskeln oder Muskelgruppen) in den Keimzellen sich wider-

spiegelt, sondern, wenn die äußeren Reize im Soma nur eine spezifisch begrenzte Zahl von Reaktionen hervorzurufen vermögen, für welche in den Keimzellen je eine latente Potenz gewissermaßen bereitliegt.

Unter der Voraussetzung, daß das Rassen- und Artplasma, aber auch das Gattungsplasma eine gewisse Anzahl latenter Potenzen in sich schließt, kann also in gewissen Fällen — zu denen vielleicht auch die künstlich bewirkte reziproke Verähnlichung des Feuer- und Alpensalamanders gehört — der Vorgang der somatischen Induktion einigermaßen begriffen werden. Die naheliegende Analogie mit den bei der Regeneration wirksamen und zum Teil auf experimentellem Wege näher erforschbaren Prozessen erleichtert dabei wesentlich das Verständnis. Im übrigen dürfte der hier beschriebene Modus, obwohl er alle wesentlichen Züge der somatischen Induktion besitzt, außerordentlich nahe Beziehungen zu der indirekten Parallelinduktion aufweisen. Und wenn Becher die Vererbung erworbener rhythmischer Prozesse als einen verhältnismäßig einfach zu verstehenden Vorgang bezeichnet, so mögen ihm Vorstellungen vorgeschwebt haben, die sich auf der Grenze zwischen den beiden hier vorgetragenen Betrachtungsweisen bewegen.

Die bisher aufgezählten Denkmöglichkeiten sind nach meiner Überzeugung solche, welche auf ihre Realität geprüft werden können. Erforderlich wäre bei der Wiederholung der einzelnen Versuche die peinlichste Ausschaltung aller Fehlerquellen und andererseits eine genaue morphologische und entwicklungsgeschichtliche Durcharbeitung der Beobachtungen. Insbesondere wird man auf dem Wege der entwicklungsgeschichtlichen Eigenschaftsanalyse, welcher bereits auf dem Nachbargebiete der Mendel-Forschung mit

einigem Erfolg begangen worden ist, das erste Auftreten der elterlichen Somaabänderung und die dabei beteiligten Entwicklungsfaktoren zu ermitteln haben und man wird dann imstande sein, den tieferliegenden Unterschieden zwischen den normalerweise patenten und den latenten Potenzen beizukommen.

Manche andere Formen der Vererbungsweise lassen sich noch vorstellen, jedoch dürfte bei ihnen zurzeit die Möglichkeit einer Bestätigung oder Widerlegung nicht in Frage kommen. Man könnte sich z. B. denken, daß namentlich bei solchen Formen, welche im Laufe der Stammesgeschichte einem mehrmaligen Wechsel der Lebensbedingungen ausgesetzt waren, eine doppelte Anpassung an diesen Wechsel stattgefunden hat: auf der einen Seite hätten sie eine bestimmte Modifikabilität oder genauer Plastizität erworben, so daß das Soma während der Ontogenese die der jeweiligen Lebenslage entsprechende Entwicklungsrichtung einschlägt — es sei an das bekannte Polygonum amphibium erinnert —. Außer dieser direkt nachweisbaren Reaktionsfähigkeit des Somas, welche natürlich in besonderen Potenzen des Keimplasmas — nach Weismann im Vorhandensein von doppelten Determinanten — ihren Grund haben muß, könnte nun das Keimplasma auf Grund eines selbständigen Anpassungsprozesses eine genau begrenzte, der wechselnden Lebenslage entsprechende Labilität erworben haben. Das Keimplasma würde dann seinerseits, sobald ein Wechsel der Bedingungen eine Generation trifft, unabhängig vom Soma in passender Weise reagieren, wodurch die Anpassung auch der folgenden Generation gewissermaßen vorbereitet und beschleunigt wird. Es läge dann eine doppelte Sicherung im Sinne von Rhumbler, Becher u. a. vor, eine prädeterminierte Parallelinduktion, ähnlich

wie Ribbert an eine Art prädeterminierter somatischer Induktion gedacht hat, wenn er sagt: Wenn Kälte auf den Keim wirkt, so wird in ihm die Hautanlage in dem gleichen Sinne verändert werden, wie in dem Elter die entwickelte Haut durch denselben Einfluß umgestaltet wird, und zwar auf Grund einer Anpassungsfähigkeit, ohne welche es nicht denkbar ist, daß der Keim eine Veränderung des elterlichen Körpers auf sich wirken läßt.

V.

In den vorangehenden Abschnitten hat sich wiederholt Gelegenheit gegeben, auf eine immanente Pluripotenz der Organismen als die vermutliche Grundlage einiger Erscheinungen hinzuweisen, die auf andere Art schwer zu erklären sind. Von einer solchen war zuerst die Rede, als die Aufnahmefähigkeit der Hirnsubstanz für Engramme mit derjenigen des Keimplasmas verglichen wurde. Ein stärkerer Nachdruck wurde dann auf diese Vorstellung bei der Interpretation der degressiven Mutationen und bei der Frage nach der Erblichkeit scheinbarer „Nova" gelegt. Es handelt sich jetzt zum Schluß darum, den Begriff der Pluripotenz von einer breiteren Grundlage aus genauer zu formulieren und ihm eine schärfere Abgrenzung zu geben.

Es ist darunter zu verstehen die in jedem einzelnen Organismus vorhandene virtuelle Fähigkeit, unter besonderen, die Lebensfähigkeit nicht berührenden Bedingungen verschiedene Entwicklungsrichtungen einzuschlagen, oder genauer ausgedrückt, das Vorhandensein einer größeren Zahl latenter Potenzen oder Entwicklungsmöglichkeiten als ein normaler, in der stofflichen und strukturellen Beschaffenheit des Artplasmas begründeter Besitz. Man kann auch zunächst in bildlichem Sinne sagen: jeder einzelne Organismus besitzt virtuelle Entwicklungsmöglichkeiten, aber nicht in unbegrenzter Menge, wie die Plastiken, welche der

Bildhauer nach Wunsch und Willen aus dem Marmorblock herausarbeiten kann, sondern in ganz bestimmter Zahl, wie etwa die verschiedenen sogenannten Modifikationen, in welchen Kohlenstoff, Schwefel und Phosphor auftreten können oder, was vielleicht noch zutreffender ist, wie die Isomerien einer organischen Verbindung.

Diese Auffassung soll hier selbstverständlich nicht als eine vollkommen neue hingestellt werden. Bei Hugo de Vries klingt sie vielfach durch, und insbesondere hat Klebs im Hinblick auf die Ergebnisse seiner variationsgeschichtlichen Experimente betont, daß offenbar die in der freien Natur vorhandenen Entwicklungsformen einer Spezies nicht den Gesamtumfang der in ihrer Struktur liegenden Entwicklungsmöglichkeiten ausmachen. Wenn also auch der Grundgedanke der Pluripotenzhypothese kein ganz neuer ist und vielleicht sogar da und dort als eine selbstverständliche, nicht weiter zu diskutierende Vorstellung betrachtet werden mag, so kann die Hypothese doch, wie ich glaube, nach verschiedenen Richtungen hin in nutzbringender Weise ausgebaut werden, vor allem, wenn die Beziehungen der Pluripotenz zur Variabilität, Mutabilität, Plastizität sowie zur Erblichkeit ins Auge gefaßt werden.

Besonders lehrreich sind in dieser Beziehung die von mir als Transversionen beschriebenen Vorkommnisse bei den Radiolarien. Obwohl ich an anderen Orten schon wiederholt auf sie bezug genommen habe, so möchte ich doch auch hier mit diesen Befunden beginnen, weil beim einzelligen Organismus die für unseren Gegenstand besonders wichtigen Zusammenhänge zwischen den Potenzen und ihren Manifestationen, d. h. den sichtbaren Außeneigenschaften, besonders klar hervortreten, und vor allem, weil die Bedeutung dieser Vorkommnisse für unsere Frage in

meinen früheren Darstellungen noch nicht vollkommen erschöpft worden ist. Die hier vorzuführenden Verhältnisse scheinen mir überdies zu zeigen, daß Beobachtungen terato-

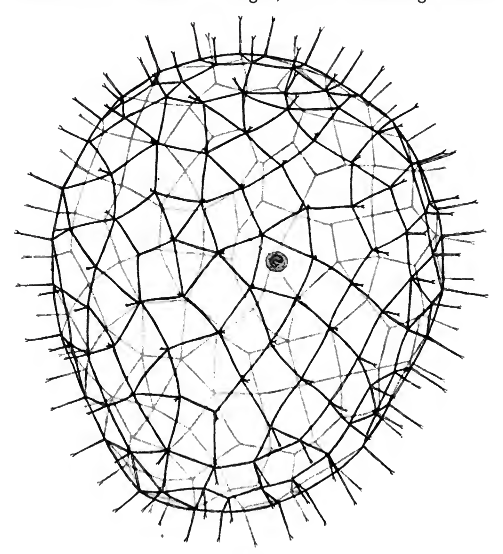


Fig. 1.
Skelett einer Aulosphäride (Aulosphaera triodon).

logischer Art unter Umständen ebenso eindeutig sein können, wie manche experimentell erwiesene Tatsachen.

Zu den größten, einen Durchmesser von 7—8 mm erreichenden tripyleen Radiolarien gehören die Familien der

Aulosphäriden (Fig. 1) und Sagosphäriden (Fig. 2). Bei beiden stellt sich das Kieselskelett in der Regel als eine einfache Gitterschale dar, auf deren Außenfläche sich verzweigte

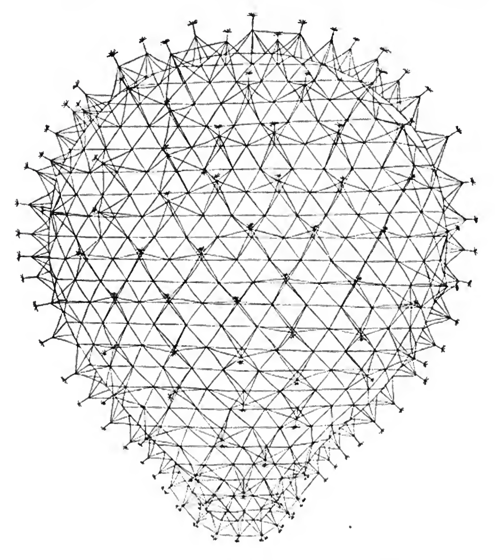


Fig. 2.
Skelett einer Sagosphäride (Sagenoscena irmingeriana).

„Radialstacheln" als Stützen des Oberflächenhäutchens des Weichkörpers erheben. Bei den Aulosphäriden (Fig. 3) besteht das Maschenwerk der Gitterschale aus lauter einzelnen gallertgefüllten, von feinen Achsenfäden oder Primitivnadeln (*pn*)

durchzogenen Kieselröhren, welche in regelmäßiger Weise, meist zu sechsen, seltener (wie in Fig. 1) zu dreien oder vieren in den Knotenpunkten der Gitterschale gegeneinander gestemmt sind. Bei den Sagosphäriden, welche in der Form und im Skelettbau weitgehende Konvergenzen mit den Aulosphäriden aufweisen, werden dagegen die Maschen der Gitterschale aus dünnen, soliden Balken gebildet, die in den Knotenpunkten vollkommen miteinander verschmolzen sind (Fig. 4). In seltenen Fällen sind auch bei den Sagosphäriden innerhalb der massiven Balken, Netzknoten und Radialstacheln feine Primitivnadeln zu unterscheiden, so bei der in Fig. 4 abgebildeten Abnormität, welche auch durch die rudimentäre Ausbildung der zu mehreren in den Knotenpunkten sich erhebenden Radialstacheln bemerkenswert ist.

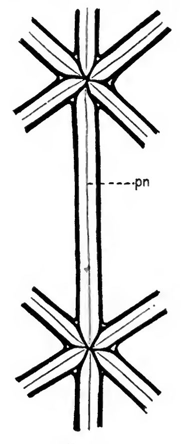


Fig. 3.
Zwei Knotenpunkte des Skelettes von Aulosphaera. *pn* Primitivnadel.

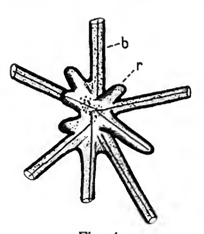


Fig. 4.
Knotenpunkt eines abnormen Skelettes von Sagenoarium anthophorum. Die Primitivnadeln in den Tangentialbalken (*b*) sind ausnahmsweise noch deutlich zu erkennen, die Radialstacheln (*r*) sind rudimentär.

In der etwas ferner stehenden Gruppe der Castanelliden (Fig. 5) besteht das Skelett aus einer meist sphärischen, von ungleichen, rundlichen Poren durchbrochenen, mit Radial-

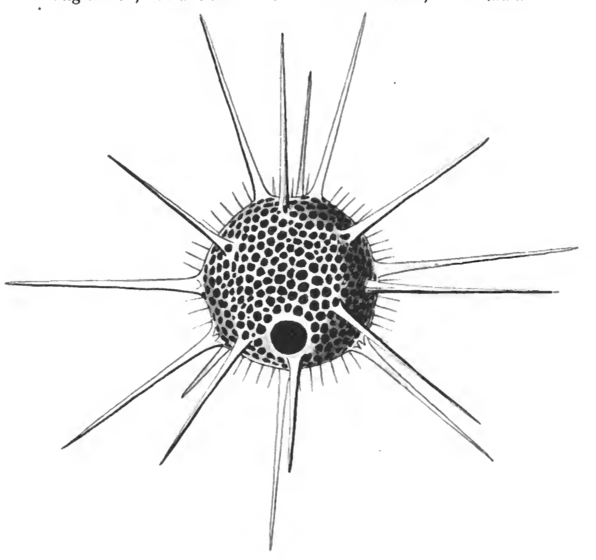


Fig. 5.
Skelett einer Castanellide (Castanidium sol).

stacheln besetzten Gitterschale, welche sich von den Schalen der wahrscheinlich ältesten Radiolarien, nämlich der einschaligen Formen der Sphärellarien, dadurch unterscheidet, daß sie eine besondere „Mundöffnung" besitzt. Die Balken

der Schale erscheinen vielfach homogen, doch lassen sich häufig (Fig. 6) feine Primitivnadeln (*pn*), eine grobkörnige, porzellanartige Füllsubstanz (*fs*) und eine hyaline Außenlamelle (*hy*) unterscheiden.

Noch ferner stehen die Familien der Medusettiden und Atlanticelliden, welch letztere neuerdings durch Borgert von den Medusettiden abgetrennt worden sind (Fig. 7). Diese beiden Gruppen besitzen eine fein poröse Schale, deren weite Mundöffnung von einer beschränkten Zahl langer, als Schwebeapparate funktionierender Apophysen umgeben ist. Letztere weisen innerhalb der äußeren Kieselhülle eine mehr oder weniger regelmäßige Kammerung auf. Die Kämmerchen sind bei lebenden Tieren zweifellos mit einer dünnflüssigen Gallerte ausgefüllt, während sie im konservierten Material vielfach Luftperlen einschließen.

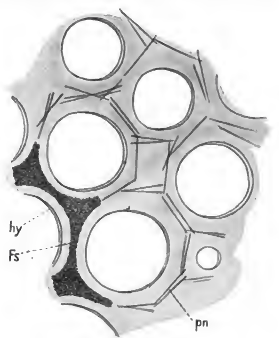


Fig. 6.
Schalenstück von Castanidium. *pn* Primitivnadeln, *fs* porzellanartige Füllsubstanz, *hy* hyaline Außenlamelle.

Für unseren Gegenstand ist nun die ontogenetische Entstehung dieser verschiedenen Außeneigenschaften von Bedeutung. Wie man unter Kombination normaler und abnormer Entwicklungsstadien mit größter Wahrscheinlichkeit schließen kann, entsteht das Gitterwerk der Aulosphäriden in der Weise, daß in der äußersten Weichkörperschicht zunächst ein regel-

mäßiges Netzwerk von feinen Kieselnadeln, den späteren Achsenfäden oder Primitivnadeln (Fig. 8*a*), abgeschieden wird, bei deren Orientierung irgendwelche, vermutlich durch die promorphologische Struktur des Protoplasmas bedingte „richtende Zentren" eine Rolle spielen dürften. Um die

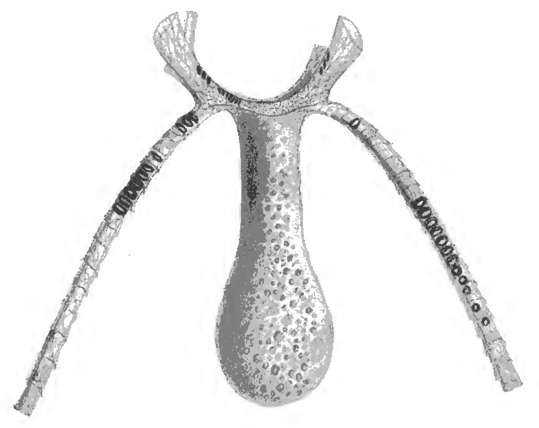


Fig. 7.
Skelett einer Atlanticellide (Atlanticella bicornis). In den Kämmerchen der teilweise abgebrochenen Stacheln ist der gallertige Inhalt durch Luftperlen verdrängt.

Primitivnadeln herum scheiden sich dann Gallert- oder Collenchymtropfen ab (Fig. 8*b*), ebenso wie die vom Radiolarienkörper als Nahrung aufgenommenen Diatomeen von gallertigen oder schleimigen Vakuolen umschlossen werden. Die den Gallerttropfen unmittelbar benachbarte Plasmaschicht, welche sowohl für die Primitivnadeln wie für die Gallerte als Matrix

gedient hatte, die „Vakuolenhaut“ im Sinne der Botaniker, unterliegt schließlich der Verkieselung und wird zur primären Kieselrinde womit die Bildung der Kieselröhren, wenigstens bei den Aulosphäriden, ihren Abschluß findet (Fig. 8*c*). Die Radialstacheln nehmen auf ähnliche Weise ihren Ursprung, nur daß die peripheren Enden der Stachelanlagen noch vor Eintritt der Verkieselung Sprosse und Verzweigungen verschiedener Art ausbilden.

Bei der Entstehung des Sagosphäridenskelettes spielen sich die nämlichen Einzelprozesse ab, jedoch fließen, offenbar noch vor der Verkieselung der Vakuolenhäute, die Gallerttropfen in den Knotenpunkten in unregelmäßiger Weise zusammen, so daß nach Eintritt der Verkieselung die primäre Kieselrinde als eine kontinuierliche Schicht von einem Balken auf den andern sich fortsetzt (vgl. Fig. 9 mit Fig. 3). Außerdem werden die Balken durch einen sekundären Verkieselungsprozeß mit einer nahezu homogenen Masse ausgefüllt (Fig. 4).

Ähnlich hat man sich bei den Castanelliden die Entwicklung vorzustellen: nur haben offenbar die „richtenden Zentren“ der Primitivnadeln eine unregelmäßigere und gleichzeitig verhältnismäßig dichtere Anordnung, so daß statt gerader dünner Balken und eckiger Maschenlücken breite Substanzbrücken und runde Fensteröffnungen entstehen (Fig. 6).

Bei der Bildung der Apophysen der Medusettiden und Atlanticelliden entstehen die Kammern offenbar dadurch, daß die Primitivnadeln, welche im übrigen später großenteils resorbiert werden, nicht in ihrer ganzen Länge von Gallerte umflossen werden, wie bei den Aulosphäriden (Fig. 10*a*), sondern daß sich längs der Nadeln einzelne getrennte Tropfen abscheiden (Fig. 10*b*), welche vor Beginn der Verkieselung nicht mehr die genügende Größe erreichen, um miteinander zu-

sammenfließen zu können. Wenn dann die Verkieselung der Vakuolenhäute stattfindet, kommt nicht eine einfache, sondern eine gekammerte Röhre zustande (Fig. 10*c*).

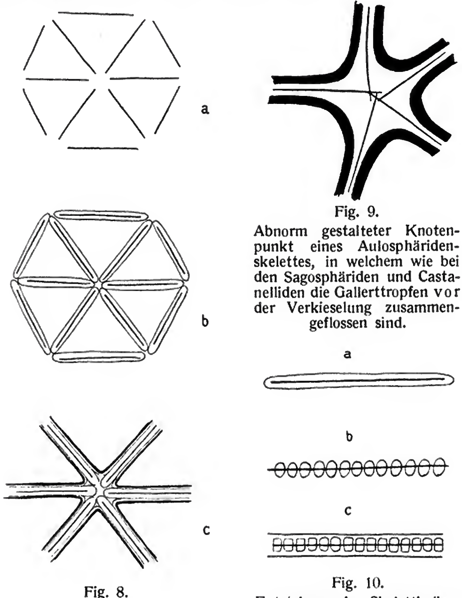


Fig. 9.
Abnorm gestalteter Knotenpunkt eines Aulosphäridenskelettes, in welchem wie bei den Sagosphäriden und Castanelliden die Gallerttropfen vor der Verkieselung zusammengeflossen sind.

Fig. 8.
Entstehung des Aulosphäridenskelettes, schematisch. *a* Ausscheidung der Primitivnadeln, *b* Bildung von länglichen Gallerttropfen um die Primitivnadeln, *c* Verkieselung der die Gallerttropfen umschließenden Vakuolenhäute.

Fig. 10.
Entstehung der Skelettbalken der Aulosphäriden (*a*) und der gekammerten Radialstacheln der Medusettiden und Atlanticelliden (*b* u. *c*), *b* Abscheidung einzelner Gallerttröpfchen längs der Primitivnadel, *c* Verkieselung der Vakuolenhäute.

Offenbar hängen nun die Verschiedenheiten in der Skelettbildung der vier Gruppen, abgesehen von der von Gattung zu Gattung wechselnden Anordnung der „richtenden Zentren“, im wesentlichen davon ab, in welcher Masse und Form die Gallert- oder Collenchymtropfen abgeschieden werden und in welchem Umfang sie vor Eintritt der primären Verkieselung zusammenfließen, und ferner davon, ob das Innere der durch den primären Verkieselungsprozeß gebildeten Röhren gallertig bleibt wie bei den Aulosphäriden oder auf Grund eines sekundären Verkieselungsprozesses sich zu einer feinen porösen Füllmasse umwandelt. Die diskontinuierlichen Verschiedenheiten im äußeren Habitus der vier Formengruppen beruhen also auf geringen Unterschieden in der Masse und im physikalischen Verhalten der vom Plasmakörper produzierten Sekrete, also auf Unterschieden, welche ihrerseits vielleicht nur in ganz geringfügigen Verschiedenheiten der Konstitution des Plasmas ihren Ursprung haben.

Unter den zahlreichen teratologischen Vorkommnissen hat nun ein Aulosphäridenskelett ein besonderes Interesse, welches, wie es die Fig. 11 in naturgetreuer, die Fig. 12 in schematischer Weise darstellt, neben normalen Sternen (Fig. 11 und 12, *a*) unregelmäßige, von einer sekundären, porösen Kieselmasse ausgefüllte Knoten, ähnlich denjenigen der Sagosphäriden (Fig. 11 und 12, *c*), ferner Sterne mit abgerundeten Winkeln und deutlich hervortretenden Primitivnadeln nach Art der Castanellidenschalen (Fig. 11 und 12, *b*) und schließlich gekammerte Balken ähnlich den Radialstacheln der Medusettiden und Atlanticelliden (Fig. 11 und 12, *d*) aufweist.

Innerhalb derselben Zelle haben also Überschläge oder Transversionen in die Strukturverhältnisse von drei, dem äußeren Habitus nach scharf und konstant geschiedenen

Radiolariengruppen stattgefunden. Irgendwelche, in letzter Linie wohl von außen hereingetragenen Störungen haben bei dem abnormen Aulosphäridenskelett bewirkt, daß in einzelnen Punkten des Protoplasmakörpers die um die Primitivnadeln abgeschiedenen Gallerttropfen vor Eintritt der Verkieselung zusammengeflossen sind und auf diese Weise, je

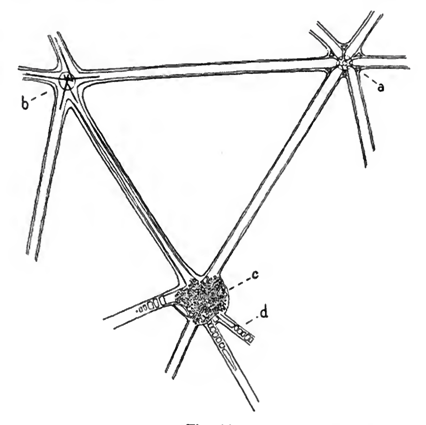


Fig. 11.
Abnormes Aulosphaera-Skelett, nach der Natur. *a* nahezu normaler Knotenpunkt, *b* Anklänge an Castanelliden, *c* an Sagosphäriden, *d* an Medusettiden.

nach der Masse der Gallerte und je nach dem Verlauf der Verkieselung, zur Bildung von Sagosphäriden- oder Castanellidenknoten geführt haben, oder daß an dicht benachbarten Stellen die Menge der Gallerte zu gering war, um eine gleichmäßige Hülle um die Primitivnadeln zu bilden, daß sie daher

nur in Form von perlschnurartig nebeneinander gereihten Tropfen zur Abscheidung kam und so zur Kammerbildung führte, Vermutlich handelt es sich um eine einzige Störung des sekretorischen Mechanismus der Zelle, wodurch an einzelnen Stellen ein Plus, an benachbarten Stellen ein kompensatorisches Minus der Skelettbildung bewirkt wurde: das Plus hat die Bildung von Sagosphäriden- und Castanellidenknoten, das Minus die Kammerung nach Art der Apophysen der Medusettiden herbeigeführt.

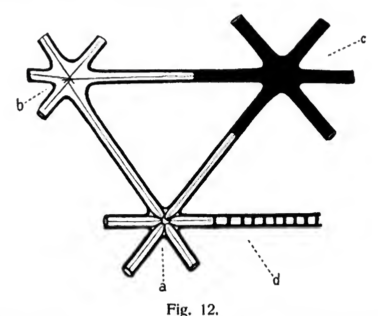


Fig. 12.
Abnormes Aulosphaera-Skelett, schematisch. *a* normaler Knotenpunkt, *b* Anklänge an Sagosphäriden, *c* an Castanelliden, *d* an Medusettiden.

Welcher Reiz die Störung und damit die Weckung latenter Potenzen hervorgerufen hat, ist natürlich nicht anzugeben. Da aber bei den tripyleen Radiolarien weitgehende Beziehungen zwischen Skelettform und Temperaturverhältnissen bestehen, da insbesondere in Meeresgebieten, wo warme und kalte Strömungen sich durchdringen, besonders zahlreiche teratologische Vorkommnisse zu verzeichnen sind,

so liegt es nahe, auch bei dieser Abnormität an die Wirkung von Temperaturreizen zu denken.

Jedenfalls läßt aber der Befund eine Pluripotenz der Aulosphäridenzelle in dem Sinne erkennen, daß sie imstande ist, unter besonderen Umständen eine Reihe von Eigenschaften zum Vorschein zu bringen, welche für mehrere teils näher, teils ferner stehende, jedenfalls aber scharf unterschiedene Familien typisch sind.

Noch verschiedene andere für die schärfere Fassung des Pluripotenzbegriffes bedeutsame Verhältnisse treten bei unserem Aulosphäridenskelett hervor:

In erster Linie können diese einzelligen Tierformen eine besonders klare Vorstellung davon geben, daß die Anzahl der einem Organismus innewohnenden Entwicklungsmöglichkeiten eine begrenzte sein muß, denn sie ist augenscheinlich durch die Zahl und die Abänderungsbreite der einzelnen untereinander selbständigen Elementarprozesse und Elementarverhältnisse bedingt und beschränkt. Jene Faktoren, namentlich die Zahl der Prozesse sind aber ihrerseits, wie für den Radiolarienkörper leicht gezeigt werden kann, begrenzte Größen.

Durch die Wirkung der latenten Potenzen werden ferner im allgemeinen nur einzelne Außeneigenschaften beeinflußt, in unserem Fall die Beschaffenheit der Netzknoten und der Grad der Verkieselung der Gitterbalken, also solche Merkmale, welchen die ontogenetischen Elementarprozesse der Gallertbildung und Verkieselung zugrunde liegen. Dagegen sind z. B. diejenigen Eigenschaften, welche vermutlich auf den allgemeinen promorphologischen Verhältnissen des Zellkörpers beruhen, wie der Abstand und die sonstige Anordnung der Knotenpunkte, vielleicht auch die allgemeine Grundform des Skelettes, unberührt geblieben.

Die neuen Außeneigenschaften haben ferner zum großen Teil einen ausgesprochen mutativen Charakter, wenn auch vielleicht die ihnen in letzter Linie zugrunde liegenden Veränderungen des Artplasmas kontinuierlicher Natur sind. Wenigstens könnte man sich das Zustandekommen der hier beschriebenen Transversionen in der Weise denken, daß die Abänderung in der Konstitution des Artplasmas und damit auch die Veränderung in der Menge oder Beschaffenheit des Sekretes eine nur minimale ist, daß aber z. B. bei der Entstehung der Castanellidenknoten (Fig. 9) diese minimale, also „kontinuierliche" Abänderung schon genügt, um ein Zusammenfließen der Gallerttropfen vor Eintritt der Verkieselung und damit die Entstehung einer diskontinuierlich erscheinenden Außeneigenschaft zu bewirken.

Viertens haben die erzeugten Außeneigenschaften bei unserem Aulosphäridenskelett den Charakter von Abnormitäten und führen, da nicht gleichzeitig auch andere Eigenschaften, z. B. die Anordnung der Knotenpunkte, abgeändert werden, nicht zur Entstehung harmonischer Gebilde. Wenn also auch diese Abnormitäten vermutlich noch innerhalb des Bereichs der Vitalität gelegen sind, so ist doch klar, daß durch Weckung einzelner latenter Potenzen nicht ohne weiteres und in jedem Fall ein nach allen Richtungen angepaßter Organismus zustande kommen kann.

Fünftens ist hervorzuheben, daß in unserem Fall die Abnormitäten höchstwahrscheinlich erst im Verlaufe der Entwicklung und zwar in den Anfangsstadien der Skelettbildung durch einen von außen kommenden Reiz hervorgerufen worden sind, während die entsprechenden Eigenschaften in anderen Familien erblicher Natur sind.

Endlich ist noch der Umstand von besonderer Wichtigkeit, daß es mindestens bei einem Teil der Transversionen

ausgeschlossen erscheint, daß es sich um phyletische Reminiszenzen, um Atavismen handelt.

Allen diesen Verhältnissen begegnen wir wieder, wenn wir zu den Vielzelligen übergehen. Auch hier tritt die Pluripotenz am deutlichsten in den Transversionen hervor, d. h. in dem partiellen, aberrativen Überspringen einer Spezies auf die normalen Formverhältnisse und Merkmalskomplexe eines benachbarten, aber in der Gegenwart scharf abgegrenzten Verwandtschaftskreises.

Ich habe bereits an anderen Stellen eine ganze Reihe von Beispielen aus der Klasse der Vögel angeführt, so z. B. den weißen Halsring, der bei einer Anzahl von Arten als Aberration auftritt, während er bei anderen, z. B. unserer März- oder Stockente, als normales Arterkennungszeichen zu finden ist; ferner der bei vielen einheimischen Vögeln als Monstrosität vorkommende Kreuzschnabel, die Schwimmhäute bei Tauben usw. Ich erwähne in diesem Zusammenhang noch eine in unserer Sammlung befindliche melanistische Lerche, bei welcher an mehreren Steuer- und Schwungfedern die Abgliederung der terminalen Federabschnitte und die teilweise Verschmelzung der Federnäste zu ganz ähnlichen Bildungen geführt hat (Fig. 13*b*), wie sie der Seidenschwanz (Ampelis garrulus) in Gestalt der bekannten siegellackähnlichen Hornplättchen an den Schwingen zweiter Ordnung und in hohem Alter auch an den Steuerfedern aufweist (Fig. 13*a*). Bildungen von offenbar der nämlichen Art können nach



Fig. 13.
Hornplättchen des Seidenschwanzes (*a*) und abnorme Steuerfeder einer Lerche (*b*).

Whitman und Strong auch bei Tauben, wahrscheinlich als Folge der Unterernährung, vorkommen[1]).

Im Hinblick auf die schon wiederholt berührte Frage nach den ontogenetischen Prozessen, welche die Manifestierung latenter Potenzen bewirken, ist es von Interesse, daß ausgesprochene Transversionen nicht bloß in den reifen Außeneigenschaften des fertigen Organismus, sondern schon während der Entwicklung, also in den „Zwischeneigenschaften“ zum Vorschein kommen können. So wird bei der Furchung des Kopepodeneies abnormerweise der nämliche „Diminutionsvorgang“ beobachtet, der beim Ascarisei als normales Vorkommnis bekannt ist.

Den Transversionen stehen solche Aberrationen nahe, deren übereinstimmendes Auftreten bei zahlreichen Gliedern einer engeren oder weiteren Verwandtschaftsgruppe wohl nur so gedeutet werden kann, daß ihnen gemeinsame oder generelle, allen Individuen zukommende latente Potenzen zugrunde liegen. So haben wir neuerdings Zeichnungsaberrationen des Kaninchens aufziehen können, welche bei schwarzer Grundfarbe in verschiedener Kombination dieselben



Fig. 14.
Abgeleiteter Kaninchenbastard mit „Laterne“, Halsring und weißen Pfoten.

1) W. A. Strong, Biol. Buli., V. III, 1902.

weißen Abzeichen aufweisen, die bei Pferden, Rindern und anderen Haustieren vorkommen. Beispielsweise zeigt das in Fig. 14 abgebildete Tier außer einem vollständig weißen Halsring auch weiße Pfoten und einen weißen Streifen am Vorderkopf, ähnlich den weißen „Fesseln" und der „Laterne" der Pferde. Andere Exemplare besitzen außer den weißen Pfoten einen weißen Stirnfleck oder „Stern". In diesen Fällen handelt es sich allerdings um Kreuzungsprodukte, speziell um abgeleitete Bastarde, so daß man, um die Terminologie der Mendel-Forschung zu benutzen, zunächst an die Aktualisierung eines rezessiven oder hypostatischen Faktors durch Hinzutreten besonderer, durch die Kreuzung gegebener Bedingungen denken muß[1]). Wie aber auch im einzelnen die Verhältnisse liegen mögen, so kann jedenfalls auch hier unbedenklich von der Weckung latenter, bei den Säugetieren weit verbreiteter Entwicklungsmöglichkeiten gesprochen werden. Das Gleiche gilt für die gelblichen Punkte über den Augen, welche englische Liebhaber den Black and tan-Kaninchen angezüchtet haben und die mit der bekannten Zeichnung der Dachshunde und anderer schwarzer Hunderassen übereinstimmen.

Diesen Beispielen füge ich noch hinzu die bereits besprochene Verschmelzung zweier Vorderrandflecke, wie sie in übereinstimmender Weise bei verschiedenen Vanessaarten unter der Wirkung starker Temperaturreize zustande kommt, sowie die bei den Hummeln nachzuweisende Tatsache, daß übereinstimmende Zeichnungs- und Farben-

1) Speziell das in Fig. 14 abgebildete Tier ging aus der Paarung eines Himalaya-♀ mit einem (Himalaya × Black and tan)-Bastard hervor. Vermutlich hängt das Erscheinen des Abzeichens damit zusammen. daß bei der Entstehung der Black and tan-Rasse die Holländerrasse beteiligt gewesen ist.

änderungen bei den verschiedensten Arten, sowie innerhalb derselben Art an weit auseinanderliegenden, klimatisch verschiedenen Fundorten angetroffen werden (O. Vogt, Friese und v. Wagner).

Da jedenfalls in sehr vielen Fällen ein prinzipieller Unterschied zwischen sprungweisen und kontinuierlichen Variationen der Außeneigenschaften nicht anzunehmen ist, so dürfen unter gewissen Voraussetzungen auch die transgressiven Variationen, d. h. das gelegentliche Übergreifen der extremen Modifikationen einer kontinuierlich abändernden Art in den Variationsbereich einer anderen als Hinweis auf die Pluripotenz der Organismen herangezogen werden. Beispiele sind in großer Zahl aus der Botanik bekannt. Es sei hier an das gelegentliche Auftreten gelappter oder tief eingeschnittener Laubblätter bei Apfel- und Birnbaum und an das reziproke Vorkommen von einfachen, ungeteilten Spreiten beim Weißdorn (Crataegus) erinnert (Masters und Penzig). Auf zoologischem Gebiet seien die beim Edelhirsch auftretenden Schaufelgeweihe als eine gelegentliche transgressive Variation angeführt.

Schon die wenigen, auf den vorhergehenden Seiten aufgezählten Beispiele, deren Zahl leicht vermehrt werden kann, dürften der Vorstellung eine genügende Stütze geben, daß auch die vielzelligen Organismen eine immanente Pluripotenz besitzen, daß sie also ausgestattet sind mit virtuellen Entwicklungsmöglichkeiten von der nämlichen Art, wie die latenten Potenzen des Radiolarienkörpers.

Im besonderen kann auch für die Vielzelligen wahrscheinlich gemacht werden, daß die Zahl solcher Entwicklungsmöglichkeiten eine begrenzte ist. Dies läßt sich hier allerdings nicht aus der Kenntnis der bei ihrer Entfaltung wirksamen, untereinander selbständigen Entwicklungsfak-

toren ableiten — denn diese Kenntnis ist bei den Vielzelligen noch eine sehr unvollkommene —, wohl aber spricht dafür die verhältnismäßig geringe Zahl der aberrativen und teratologischen Vorkommnisse, welche tatsächlich innerhalb der einzelnen Art-, Gattungs- und Familienbereiche beobachtet werden. Es sei hier auf die botanischen Zusammenstellungen von Maxwell Masters und Penzig hingewiesen.

Ferner läßt sich für die Vielzelligen zeigen, daß durch die Aktualisierung der latenten Potenzen im allgemeinen nur einzelne Außeneigenschaften in deutlich erkennbarer Weise und zwar in der Regel sprungartig abgeändert werden. Die so entstandenen Eigenschaften haben dann in der Regel den Charakter von exogenen, dem Artbild fremden und nicht vollkommen harmonisch eingefügten Abnormitäten, während die nämlichen Merkmale bei anderen Formen als erbliche und angepaßte Charaktere auftreten können. Endlich ist besonders hervorzuheben, daß mindestens bei einer größeren Zahl von Abänderungen ein atavistischer Charakter nicht angenommen werden kann, d. h. die Potenzen sind vorhanden, unabhängig davon, ob auf irgendeiner Stufe der Stammesgeschichte die betreffenden Außeneigenschaften einen typischen Bestandteil des Artbildes ausgemacht haben. Der Potenzschatz eines Organismus ist, kurz gesagt, ein weiterer Begriff als der Engrammschatz, soweit es sich bei letzterem um einzelne Dispositionen bestimmter Natur und nicht bloß ganz allgemein um die Gesamtheit dessen handelt, was im Laufe der Stammesgeschichte von dem Artplasma erlebt und erlitten wurde und Spuren irgendwelcher Art in ihm hinterlassen hat.

Von diesen, aus den Tatsachen unmittelbar abzuleitenden Thesen gehe ich nun zur eigentlichen Theorie der Pluripotenz über.

Die Pluripotenz ist, wie schon im Eingang des Abschnittes hervorgehoben wurde, eine Eigentümlichkeit der einzelnen Organismen oder Individuen, sie steht also im Gegensatz zur Variabilität, welche die Summe der Abänderungsmöglichkeiten bedeutet, die in der Gesamtheit der Individuen einer Art oder Rasse zutage treten können. Durch den Begriff der Pluripotenz soll demnach zum Ausdruck gebracht werden, daß jedes einzelne Glied eines Formenkreises virtuell mit der nämlichen Zahl von Potenzen ausgestattet ist und daß man, was allerdings zunächst nur eine rein theoretische Forderung sein kann, imstande sein müßte, jede beliebige von diesen Potenzen bei jedem einzelnen Individuum durch geeignete Reize herauszulocken. Es sei hier nochmals an die Vanessakeime erinnert. Hier steht der Annahme nichts im Wege, daß bei noch genauerer Kenntnis der Wirkungen, welche die einzelnen feineren Temperaturabstufungen und die anderen, bei den Temperaturversuchen notwendig intervenierenden Außenfaktoren ausüben, bei jedem beliebig herausgegriffenen Individuum die nämliche Zeichnungsabänderung willkürlich hervorgerufen werden könnte.

Bei sehr konservativen und scharf begrenzten Arten kann sich die Pluripotenz der einzelnen Organismen mit der Variabilität der ganzen Art decken, dagegen werden bei Arten, welche im Fluß begriffen sind, oder welche sogenannte geographische Formenketten bilden, nicht sämtliche Individuen dieselbe Gesamtpotenz, denselben Potenzschatz besitzen. Es wird also hier die Pluripotenz der Individuen nicht denselben Umfang haben, wie die Variabilität der ganzen Art, vielmehr werden in solchen Fällen die ältesten und jüngsten Formen oder auch die extremen Typen einer geographischen Kette mehr oder weniger voneinander abweichen.

Es verdient hier besonders hervorgehoben zu werden, daß zwischen Pluripotenz und Variabilität ein ähnliches Verhältnis besteht wie zwischen den Begriffen Latenz und Semilatenz. Während nämlich Latenz das Verhalten eines Merkmals bei einem einzelnen Individuum bedeutet, bezieht sich die Bezeichnung Semilatenz auf des Verhalten des betreffenden Merkmals in der ganzen Rasse. Eine Eigenschaft ist ja nach de Vries semilatent, wenn sie in einer Rasse bei vielen Exemplaren oder Organen latent bleibt, während sie bei anderen aktiv wird.

Ihre morphologische und physiologische Wurzel muß die Pluripotenz der Vielzelligen in der Möglichkeit des Keimplasmas haben, aus dem „typischen", erblich fixierten, verhältnismäßig stabilen Gleichgewichtszustand unter besonderen Bedingungen überzugleiten in andere, nur in wenigen Punkten verschiedene, weniger stabile Gleichgewichtszustände, deren Zahl durch die stoffliche Beschaffenheit des Artplasmas bedingt ist. Vom Boden der Determinantenlehre aus hätte man sich dies in der Weise vorzustellen, daß jeweils nur eine einzelne Molekül- oder Atomgruppe, nämlich die Determinante einer bestimmten Eigenschaft verändert wird und daß infolgedessen nur die letztere in einer von der Norm abweichenden Form zur Entfaltung gelangt. Anders stellen sich die Verhältnisse dar im Lichte der sogenannten chemischen Vererbungshypothese, deren Grundlinien von Miescher, Giglio-Tos, Herbst, Baur und mir selbst gezogen worden sind[1]), und welche neuerdings durch die Fortschritte der Eiweißchemie und besonders durch die Erforschung der Polypeptide eine etwas festere Grundlage erhalten hat, insofern man sich jetzt von der Natur und den Eigenschaften der wichtigsten

1) Vgl. Allg. Vererbungslehre, 2. Aufl., S. 203, sowie Herbst, 290.

Bausteine des Protoplasmas eine bessere Vorstellung machen kann. Danach hätte man sich die kleinsten Teile des Keimplasmas als außerordentlich kompliziert gebaute Moleküle (Biomoleküle) oder Molekülketten vorzustellen. Ebenso wie nun bei vielatomigen Verbindungen, z. B. bei aromatischen Körpern aus der Benzolreihe, die Substitution eines einzigen Radikals durch ein anderes oder auch schon seine Verlagerung aus der Ortho- in die Meta- oder Parastellung die Eigenschaften der ganzen Verbindung (Geruch, Farbe, spezifisches Gewicht, Reaktionsweise) abändern kann, so würde auch die Überführung der Keimplasmaeinheiten aus einem Zustand in einen vielleicht nur in wenigen Atomgruppen verschiedenen Zustand z′ genügen, um die Verbindung als Ganzes mindestens in einer Anzahl ihrer Qualitäten abzuändern.

Beim einzelligen Organismus kann, wie wir gesehen haben, eine, wenn auch nur geringfügige Abänderung des Protoplasmas für unser Auge fast unmittelbar in Erscheinung treten, und zwar darin, daß bestimmte Elementarverhältnisse, z. B. die Intensität der Gallertabscheidung, eine Veränderung erfahren. Bei den Vielzelligen liegen die Verhältnisse etwas komplizierter. Hier äußern sich etwaige Änderungen des Keimplasmas im allgemeinen erst in einer Ablenkung des Entwicklungsverlaufs oder, anders ausgedrückt, in Änderungen der Zwischeneigenschaften, welche als Verbindungsglieder zwischen den Elementareigenschaften des Keimplasmas und den Außeneigenschaften während der Ontogenese zutage treten. In einigen Linien der Zellendeszendenz wird allerdings die Wirkung der Keimplasmaänderung eine so geringfügige sein, daß schon die Zwischeneigenschaften keine nachweisbare Abweichung zeigen oder daß, wenn dies trotzdem der Fall sein sollte, eine nachträgliche Regulation stattfindet und jedenfalls die Außeneigenschaften in der

typischen Form zutage treten. In anderen Ausschnitten der Zellendeszendenz dagegen werden rein physikalische Verhältnisse, wie z. B. die Oberflächenspannung der Furchungszellen, oder aber der Zellteilungsrhythmus oder die Bildung der inneren Plasmaprodukte stärker alteriert, so daß die resultierende Außeneigenschaft mangelhaft ausgebildet, exzessiv entwickelt oder irgendwie sonst abgeändert erscheint.

Wenn z. B. in einer Zucht des normalerweise stark pigmentierten Axolotls (Amblystoma) in einzelnen Keimen auf Grund einer besonderen Konstellation der Bedingungen die „weiße" Potenz geweckt würde, so hätte dies, wie aus den Ergebnissen von Pernitzsch geschlossen werden kann, zur Folge, daß in der frühen Larvenperiode als erste deutlich erkennbare Zwischeneigenschaft die Teilungsenergie einer bestimmten Zellenkategorie, nämlich der schwarzen und gelben Chromatophoren, verringert wird. Auch die Stoffwechsel-, Wachstums- und Teilungsenergie aller übrigen Zellen würde, wie aus der entwicklungsgeschichtlichen Analyse der weißen Rasse zu schließen ist, in der Regel etwas abgeschwächt werden, jedoch nur soweit, daß früher oder später doch noch eine Regulation erfolgen kann, wie denn auch die erwachsenen weißen Tiere an Größe nicht mehr hinter den schwarzen zurückstehen. Das Umgekehrte wie beim Axolotl wird eintreten, wenn bei dem im Licht gehaltenen Höhlenmolch (Proteus) während der Ontogenese die „dunkle" Potenz zur Entfaltung kommt. Doch liegen hier bisher keine genauen histogenetischen Untersuchungen vor.

Die Umstimmung des Keimplasmas kann in dem noch unentwickelten Keim erfolgen. Es kann aber auch, worauf schon bei Besprechung des abnormen Radiolarienskelettes hingewiesen wurde, die Weckung der Potenzen erst in einer früheren oder späteren Phase der Ontogenese vor sich gehen,

wobei allerdings für jede einzelne Entwicklungsmöglichkeit eine begrenzte reizempfängliche oder sensible Periode vorauszusetzen ist. Durch eine solche nachträgliche Abbiegung des Entwicklungsverlaufs kann dann dieselbe Außeneigenschaft hervorgerufen werden, wie sie unter der Wirkung desselben Reizes als blastogene Variation erzeugt oder von anderen Spezies seit vielen Generationen als typisches Erbgut mitgeführt wird. Es sei nochmals an die düstere Braunfärbung des Hinterflügels erinnert, welche bei Vanessa urticae sowohl induziert als auch präinduziert werden kann und gleichzeitig ein konstantes Artmerkmal mehrerer anderer Vanessen, z. B. der nordamerikanischen Formen V. interrogationis var. umbrosa und V. progne darstellt. Ähnliches kann für die Färbungsabänderungen des Koloradokäfers gezeigt werden.

Die Aufstellung eines neuen Begriffs hat einen Sinn, wenn damit die Verknüpfung verschiedener Tatsachenreihen, das genauere Erfassen und die Deutung schwer verständlicher Vorkommnisse oder die Belebung einzelner Forschungsrichtungen erreicht werden kann. Nach allen diesen Seiten hin scheint mir der Pluripotenzbegriff einiges zu leisten.

Es ist zunächst nochmals daran zu erinnern, daß bei der Weckung der hier ins Auge gefaßten latenten Potenzen die entstehenden Außeneigenschaften im allgemeinen den Charakter von Abnormitäten ohne Anpassungswert haben, daß aber allerdings die nämlichen Außeneigenschaften bei anderen Arten als erblich fixierte, angepaßte Merkmale dem Organismus eingegliedert sein können. Nun kennen wir aber andere Fälle, in welchen bei jedesmaliger Entfaltung einer latenten Potenz ein vollständig angepaßter Merkmalskomplex in Erscheinung tritt: es handelt sich hier um die Äußerungen des latenten Hermaphroditismus, des Di- und Polymorphismus und der Plastizität.

Schon Darwin war zu der Ansicht gelangt, daß in vielen, wahrscheinlich in allen Fällen die sekundären Sexualcharaktere eines Geschlechts im entgegengesetzten Geschlecht im latenten Zustand ruhen und durch besondere Umstände sogar noch am ausgewachsenen Organismus zur Entwicklung gebracht werden können, wie die Hahnenfedrigkeit und der Gesang bei weiblichen Vögeln und die Geweihbildung weiblicher Cerviden zeigt. Es soll die Frage nicht weiter erörtert werden, ob Ähnliches auch für die primären Geschlechtscharaktere gilt und ob also alle getrennt-geschlechtlichen oder diözischen Organismen als latent hermaphroditisch oder monözisch zu betrachten sind. Jedenfalls können aber beim teilweisen Umschlagen des einen Geschlechts in das andere die sekundären Geschlechtsmerkmale des letzteren in voller Ausbildung und Funktionsfähigkeit zur Entfaltung kommen und, wenn sie vielleicht auch ihrem augenblicklichen Träger nicht von Nutzen sind, so können sie doch den Charakter von komplexen Anpassungseinrichtungen haben.

Auch bei di- und polymorphen Formen führt die Aktivierung latenter Potenzen jedesmal zu der Entfaltung vollkommen angepaßter Eigenschaftskomplexe, so wenn aus dem befruchteten Bienenei je nach der Ernährung der Larve entweder eine Königin oder eine Arbeiterin hervorgeht.

Das Nämliche gilt für die Erscheinung der Plastizität, d. h. für die Fähigkeit mancher Pflanzen, unter oft weit verschiedenen Lebensbedingungen wachsen zu können und den ihnen entsprechenden Typus zur Entfaltung zu bringen. Es sei an das bekannte Polygonum amphibium erinnert, sowie an solche Alpenpflanzen, welche bei wechselnden Bedingungen Eigenschaften, die 1000 Jahre geschlummert haben, nun plötzlich in Erscheinung bringen.

Die Übereinstimmung der Pluripotenz mit den hier aufgezählten Erscheinungen besteht nun offenbar darin, daß sowohl hier wie dort jeder Keim und jedes einzelne Individuum die mehrfachen Potenzen in sich beherbergt. Sie unterscheiden sich aber durch den Charakter der entfalteten Außeneigenschaften. Bei den auf Pluripotenz beruhenden Eigenschaften handelt es sich im allgemeinen um partielle Aberrationen ohne spezielle Bedeutung für den Organismus, bei den anderen Vorkommnissen sind es dagegen dem Ganzen harmonisch eingefügte, ausgesprochen adaptive Eigenschaftsgruppen, welche bei Entfaltung der latenten Potenzen zutage treten.

Vielleicht besteht aber doch ein engerer genetischer Zusammenhang. Wenigstens kann man sich die stammesgeschichtliche Entstehung der dicho- und polytomen Entwicklungsrichtungen adaptiven Charakters leichter vergegenwärtigen, wenn man als ihren Ausgangspunkt eine immanente Pluripotenz des Artplasmas annimmt. Dies soll an einem Beispiel gezeigt werden. Vor kurzem hat Gebhardt[1]) die Vorstellung zu begründen versucht, daß die verschiedenen Zeichnungsformen des Schmetterlingsflügels dadurch zustande kommen, daß sich im wachsenden Flügel, von bestimmten Zentren, z. B. von durchlässigen Partien der in den Adern verlaufenden Blutbahnen aus, Oxydasen ausbreiten und daß diese beim Zusammentreffen mit den von den Flügelzellen produzierten Pigmentvorstufen oder Chromogenen die verschiedenen Pigmente in rhythmischer Folge entstehen lassen, ebenso wie nach Liesegang ein auf eine gechromte Gelatineplatte aufgesetzter Tropfen Silbernitratlösung bei seiner Ausbreitung eine rhythmische, zonenweise Ausfällung

1) Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1912.

von Chromsilber bewirkt. Es wird nun von der Anordnung jener Zentren, also von der spezifischen Form und Äderung der Flügel, abhängen, welchen Verlauf die Ausbreitungserscheinungen der Oxydase nehmen und in welchen Punkten und längs welcher Linien und Kurven die Pigmentbildung stattfindet. Die genannten Anordnungsverhältnisse der Ausbreitungszentren werden aber ihrerseits auf kleinen Unterschieden im Entwicklungsverlauf des Flügels selber, also in letzter Linie auf geringen Verschiedenheiten des Ausgangspunktes der Entwicklung, des Artplasmas, beruhen, und so konnten wohl schon die geringen, auf der immanenten Pluripotenz beruhenden Zustandsschwankungen des Artplasmas genügen, um beispielsweise bei Papilio memnon die Grundlage für die Entstehung von 9 oder 10 verschiedenen Weibchenformen zu bilden. Mindestens einige[1]) dieser Entwicklungsrichtungen konnten dann, wenn kleine Änderungen anderer Elementar-, Zwischen- und Außeneigenschaften hinzukamen, einen adaptiven Charakter als Mimikryzeichnungen annehmen, und dies war um so leichter möglich, wenn die den Zeichnungsmustern zugrunde liegenden Potenzen einen mehr als generellen Charakter haben und als latente Potenzen auch in anderen Schmetterlingsgattungen, speziell auch in den nachgeahmten Gruppen verbreitet sind. Es mag dahingestellt bleiben, ob dann im weiteren Verlauf der stammesgeschichtlichen Entwicklung eine Disgregation der einzelnen Potenzen auf besondere Keimplasmateilchen erfolgte und so die Keimzellen im Sinne Weismanns mit doppelten und mehrfachen Determinanten ausgerüstet wurden.

---

1) Nach A. Seitz (Die Großschmetterlinge der Erde) sind „die ♀ von P. Memnon in einigen Distrikten ziemlich konstant, in anderen außerordentlich variabel. Von diesen verschiedenen ♀-Formen können nur einige als mimetisch angesehen werden“.

Es braucht wohl kaum nochmals hervorgehoben zu werden, daß auch die retrogressiven und degressiven Mutationen, im speziellen manche Rückschläge und Knospenvariationen, als einfache Folgeerscheinungen der Pluripotenz betrachtet werden können. Der Erklärungswert der Pluripotenzhypothese tritt aber, wie gezeigt wurde, besonders auf dem Gebiete der Vererbung erworbener Eigenschaften hervor. Nimmt man nämlich die weitere Annahme zu Hilfe, daß von einer Stelle des Körpers aus eine „Umstimmung" anderer Teile erfolgen kann, ähnlich wie z. B. von einem Kristallisationskern aus eine fortschreitende Zustandsänderung der Umgebung stattfindet oder wie dies in gewissem Sinne bei Regenerationsvorgängen angenommen werden muß, so kann nach dem früher Gesagten innerhalb gewisser Grenzen auch der Gang einer eigentlichen somatischen Induktion dem Verständnis erheblich näher gebracht werden, als es bisher möglich war (S. 58).

Pluripotenz und Umstimmung sind vielleicht auch die Voraussetzungen für das Zustandekommen solcher Xenien, welche nicht in der von Nawaschin und Guignard bei Lilien beobachteten doppelten Befruchtung, also in einer direkten Beeinflussung des Endosperms durch den zweiten generativen Pollenkern, ihre Erklärung finden. Wenigstens wird man bei den als Bizzarrien beschriebenen Mischfrüchten von Citrus-Arten und Äpfeln und bei einigen anderen gutbeglaubigten Vorkommnissen die Annahme wagen dürfen, daß auf der Grundlage einer in allen Zellen des Organismus gleichmäßig vorhandenen und gleichgerichteten Pluripotenz unter besonderen Umständen vom befruchteten Keime aus eine örtliche fortschreitende Umstimmung der mütterlichen Gewebe stattfinden kann[1]).

1) Allg. Vererb., 2. Aufl., S. 188.

Auf die Beziehungen der Pluripotenzhypothese zu den auf dem Boden der Mendelforschung gewachsenen Anschauungen möchte ich nicht im einzelnen eingehen, ehe nicht die Lehre von den Erbeinheiten, Faktoren oder Elementareigenschaften durch eine eingehendere entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse einen weiteren Ausbau und eine festere morphologische und physiologische Begründung erfahren hat. Nur so viel sei erwähnt, daß in solchen Fällen, wo die Annahme einer Unreinheit der Gameten kaum zu umgehen ist, die Pluripotenz- und Umstimmungshypothese gewisse Erklärungsmöglichkeiten darbietet. So lassen sich die Ergebnisse meiner Axolotlkreuzungen am besten verstehen, wenn man annimmt, „daß die weißen Erbeinheiten beim Durchgang durch ein schwarzes heterozygotes Tier eine teilweise Umstimmung erfahren, oder auch, daß durch die Wirkung des Kreuzungsaktes selber in den weißen Gameten normalerweise latente Potenzen oder Entwicklungsrichtungen aus dem Schlummer geweckt werden"[1]).

Wenn so eine ganze Anzahl von Tatsachengruppen gewissermaßen konzentrisch auf die Annahme der immanenten Pluripotenz hinzudrängen scheint, weil sie eben von dieser Betrachtungsweise aus verhältnismäßig leicht verstanden und miteinander in Beziehung gebracht werden können, so ist dadurch offenbar eine Veranlassung gegeben, die genaue Erforschung des Potenzschatzes der einzelnen Organismen, also der Gesamtheit ihrer virtuellen Eigenschaften, als eine dringende Aufgabe zu betrachten. Die Lösung dieser Aufgabe und damit der Ausbau einer potentiellen Morphologie kann aber, solange die Methoden zu einer direkten chemischen und physiologischen Untersuchung des Art-

1) Unters. Elementareig., S. 41.

plasmas und seiner Qualitäten noch fehlen, nur in der Weise gefördert werden, daß man von den reifen Außeneigenschaften durch die Reihe der entwicklungsgeschichtlichen Verbindungsglieder oder Zwischeneigenschaften hindurch möglichst nahe an die Elementareigenschaften der Keimzellen heranzukommen sucht, ein Weg, der, wie erwähnt, schon auf dem Gebiete der mendelnden Charaktere zu brauchbaren Ergebnissen geführt hat. Die vergleichende Entwicklungsgeschichte wird, wenn sie auf diese Weise die Analyse der normalen Art- und Rassenunterschiede, sowie der aberrativen und teratologischen Vorkommnisse durchzuführen versucht, vor eine unabsehbare Zahl von neuen Einzelaufgaben gestellt, durch deren Lösung das Gesamtgebiet der Morphobiologie erweitert, ihre Beziehungen zur pathologischen Anatomie vertieft und der stammesgeschichtlichen Forschung neue Anregungen zugeführt werden können.

Literaturverzeichnis.

Becher, S., Über doppelte Sicherung, heterogene Induktion und assoziativen Induktionswechsel. Zool. Jahrb., Suppl. 15, 1912.

Darwin, Ch., Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation. Übers. von J. W. Carus. Stuttgart 1868.

Detto, C., Die Theorie der direkten Anpassung und ihre Bedeutung für das Anpassungs- und Deszendenzproblem. Jena 1904.

— Über den Begriff des Gedächtnisses in seiner Bedeutung für die Biologie. Naturw. Wochenschr., Bd. 4, 1905.

Fischer, Hugo, Gibt es eine Vererbung erworbener Eigenschaften? Naturw. Wochenschr., Bd. 9, 1910.

Giglio-Tos, E., Les problèmes de la viè. I—IV. Turin u. Cagliari 1900—1910.

Haeckel, E., Über die Wellenerzeugung der Lebensteilchen und die Perigenesis der Plastidule. Gemeinverständl. Vorträge usw. Bd. 2, 2. Aufl. Bonn 1902.

Haecker, V., Tiefsee-Radiolarien. Ergebn. Deutsch. Tiefsee-Exp., Bd. 14, 1908.

— Allgemeine Vererbungslehre, 2. Aufl. Braunschweig 1912.

— Untersuchungen über Elementareigenschaften. I. Zeitschr. Ind. Abst., Bd. 8, 1912.

Herbst, C., Vererbungsstudien. I—III. Arch. Entw.-Mech., Bd. 21, 1906.

Hering, E., Über das Gedächtnis als eine allgemeine Funktion der organisierten Materie. Vortrag, geh. in Wien am 30. Mai 1870. Ostwalds Klassiker der exakten Wissenschaften, Nr. 148, 2. Aufl., Leipzig 1912.

Hertwig, O., Allgemeine Biologie, 4. Aufl., Jena 1912 (Zitate nach 3. Aufl., 1909).

Klebs, G., Über die Nachkommen künstlich veränderter Blüten von Sempervivum. Sitzungsber. Heidelb. Akad. Wiss., 1909.

Masters, Maxwell T., Vegetable Teratology. London 1869.

Meumann, E., Ökonomie und Technik des Gedächtnisses, 3. Aufl. Leipzig 1912.

Offner, M., Das Gedächtnis, 3. Aufl., Berlin 1913 (Zitate nach 2. Aufl. 1911).

Penzig, O., Pflanzen-Teratologie. 2 Bände. Genua 1890—1894.

Pflüger, E., Die sensorischen Funktionen des Rückenmarks. Berlin 1853.

Plate, L., Vererbungslehre. Handbücher der Abstammungslehre, Bd. 2. Leipzig 1913.

Ribbert, H., Die Bedeutung der Krankheiten für die Entwicklung der Menschheit. Bonn 1912.

Rignano, E. Über die Vererbung erworbener Eigenschaften. Hypothese einer Zentroepigenese. Leipzig 1907.

— Die Zentroepigenese und die nervöse Natur der Lebenserscheinung. Zeitschr. f. Entwicklungslehre, 2. Jahrg., 1908.

— Das biologische Gedächtnis in der Energetik. Ann. d. Naturphilos.

Roux, W., Über die bei der Vererbung blastogener und somatogener Eigenschaften anzunehmenden Vorgänge. Verh. Naturf. Ver. Brünn, Bd. 49. 1911.

Semon, R., Die Mneme als erhaltendes Prinzip im Wechsel des organischen Geschehens, 3. Aufl. Leipzig 1911.

— Das Problem der Vererbung „erworbener Eigenschaften“. Leipzig 1912.

Störring, G. W., Vorlesungen über Psychopathologie. Leipzig 1900.

Vries, H. de, Die Mutationstheorie. Leipzig 1901 und 1903.

— Die Mutationen in der Erblichkeitslehre. Berlin 1912.

Weismann, A., Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung. Jena 1892.

— Vorträge über Deszendenztheorie, 3. Aufl. Jena 1913.

Woltereck, R., Über Funktion, Herkunft und Entstehungsursache der sog. „Schwebe-Fortsätze“ pelagischer Cladoceren. Zoologica, Heft 67. Stuttgart 1913.

Wundt, W., Grundzüge der physiologischen Psychologie, 6. Aufl., 1908 ff. (Zitate zum Teil nach 4. Aufl., 1893).

Ziehen, Th., Das Gedächtnis. Festrede. Berlin 1908.

Sachregister.

Abnormitäten, Entstehung 57.
Anpassung, doppelte 61.
Alytes 22, 38, 54.
Apperzeption 17.
Artplasma 57, 82.
Atavismus 33, 78, 82.
Axolotl 86, 92.

Biomoleküle 51, 85.
Blastogene Variationen 31.
Bizzarrien 91.
Brown-Séquardsche Versuche 48.

Chemische Vererbungshypothese 84.
Cladoceren 20, 54.

Defektkongruenz 52.
Determinantenlehre 84, 90.
Dimorphismus 87.
Dispositionen 7, 38.
Doppelinduktion 56.

Ehrlichsche Mäuse 46, 55.
Eifurchung 29.
Eigenschaftsanalyse, entwicklungsgeschichtliche 60, 92, 93.
Ekphorie der Engramme 13.
Empfindungsfelder 15.
Energetische Situation 30.
Engraphische Wirkungen 7.
Engramme 7, 14, 31.
Engrammschatz 82.
Entdifferenzierungen 50.
Entspezialisierungen 50.
Entwicklungshemmungen 35.
Erinnerungsfelder 13, 15.

Gedächtniserscheinungen 10.
Gesamtpotenz 25, 83.

Hermaphroditismus 87.
Hummeln 80.
Hybridatavismen 33.
Hyperembryonalisierung 51.

Kaninchen 79.
Keimesvariationen 31.
Keimplasma 24, 36, 51, 84.
Koloradokäfer 20.
Kongruenz der Symptome 49.

Lamarcksche Vererbung 8, 19, 27.
Latenz 84.

Mendelforschung 60.
Mimikry 90.
Mneme 2.
Mnemetheorie, Grundlagen der 30.
Mnemische Prozesse, Eigentümkeiten der 29.
Mutationen, degressive 37.

Neuerscheinungen, Nova 56, 58.

Ontogenese als mnemische Erscheinung 27.
Originalreaktion 7.
Originalreiz 7.

Papilio memnon 90.
Parallelinduktion, reine P. 46.
—, indirekte P. 55, 58.
—, biplasmatische P. 58.
—, prädeterminierte P. 61.
Perzeption 17.
Plastizität 88.
Pluripotenz 63 ff., siehe auch 25, 40, 57.
Polymorphismus 87.
Potentielle Morphologie 92.
Potenzen des Keim- oder Artplasmas 25, 40, 57, 63 ff.
—, generelle P. 41, 57, 79.
Potenzschatz 25, 82, 83.
Präinduktion 22.
Psychophysischer Parallelismus 17.

Radiolarien 64.
Regeneration 59, 60, 91.
Reservekeimplasma 32.
Rhythmische Prozesse 60.
Rückschlag 33.
Rudimentäre Organe 32.

Semilatenz, semilatente Anlagen 38, 84.
Sempervivum 49.
Sicherung, doppelte 61.
Somatische Induktion 44, 58, 91.
Spontanatavismen 34.

Towersche Versuche 20.
Transgressive Variationen 81.
Transversionen 64, 78.

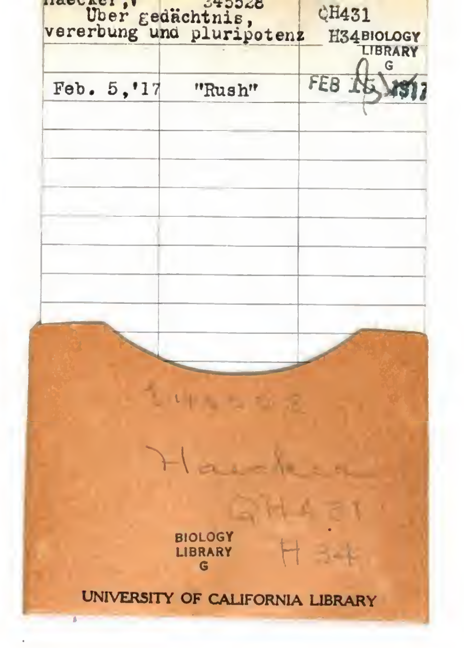
Übungserscheinungen 9.
Umstimmung 58, 91.
Unreinheit der Gameten 92.

Vanessa 53, 56, 80, 83, 87.
Variabilität 83.
Vererbung, progressive 5.
—, fakultativ-identische 55.

Xenien 91.

Zebrastreifung 40.
Zwischeneigenschaften 79, 85, 93.
Zwischenrassen 37.

ANTON KÄMPFE,
Buchdruckerei, JENA.







Buchdruckerei Ant. Kämpfe, Jena.